

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología



**CARACTERIZACIÓN ECOMORFOLÓGICA DEL
ESQUELETO POSTCRANEAL EN RUMIANTES
(ARTIODACTYLA, MAMMALIA): APLICACIÓN EN LA
INFERENCIA DE LAS ADAPTACIONES ECOLÓGICAS DE
LOS RUMIANTES DEL PLIO-PLEISTOCENO DE ESPAÑA**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

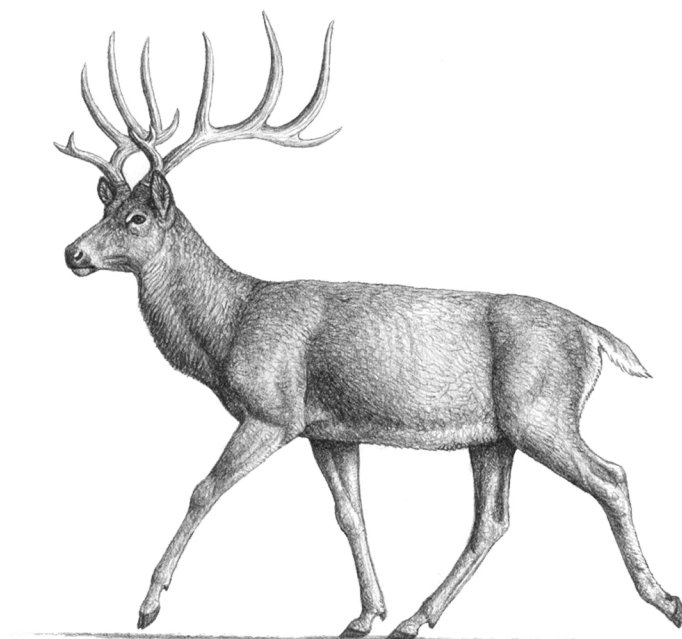
Gema María Alcalde Rincón

Bajo la dirección de las doctoras

María Teresa Alberdi Alonso
Beatriz Azanza Asensio

Madrid, 2013

**CARACTERIZACIÓN ECOMORFOLÓGICA
DEL ESQUELETO POSTCRANEAL EN
RUMIANTES (ARTIODACTYLA, MAMMALIA)
APLICACIÓN EN LA INFERENCIA DE LAS ADAPTACIONES
ECOLÓGICAS DE LOS RUMIANTES DEL
PLIO-PLEISTOCENO DE ESPAÑA**



**MEMORIA DE TESIS DOCTORAL
GEMA MARÍA ALCALDE RINCÓN**

**DIRIGIDA POR
MARIA TERESA ALBERDI ALONSO Y BEATRIZ AZANZA ASENSIO**

**MADRID
2012**



**CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS
MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES
DEPARTAMENTO DE PALEOBIOLOGÍA**



**FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGÍA**

CARACTERIZACIÓN ECOMORFOLÓGICA DEL ESQUELETO POSTCRANEAL EN RUMIANTES (ARTIODACTYLA, MAMMALIA)

**APLICACIÓN EN LA INFERENCIA DE LAS ADAPTACIONES
ECOLÓGICAS DE LOS RUMIANTES DEL PLIO-PLEISTOCENO DE
ESPAÑA**

**MEMORIA DE TESIS DOCTORAL
GEMA MARÍA ALCALDE RINCÓN**

**DIRIGIDA POR
MARIA TERESA ALBERDI ALONSO Y BEATRIZ AZANZA ASENSIO**

**MADRID
2012**

**Vº Bº DEL DIRECTOR DE TESIS
MARÍA TERESA ALBERDI ALONSO**

**Vº Bº DEL DIRECTOR DE TESIS
BEATRIZ AZANZA ASENSIO**

**FDO.
GEMA MARÍA ALCALDE RINCÓN**

A MIS PADRES

A NACHO

A ENRIQUE

ÍNDICE



I. Motivaciones Personales

II. Agradecimientos

III. Abstract

<i>1. Introducción</i>	<i>1</i>
1.1. Ecomorphological studies in Paleoecology	3
1.1.1. Paleoecological inferences from postcranial skeleton of ruminants antecedents	5
1.2. Locomotion & Biomechanics	6
1.2.1. What does cursoriality mean?	8
1.2.2. Locomotor system in tetrapods	9
1.2.3. Biomechanics of mammalian locomotion	10
1.2.4. Locomotor pattern in ungulates	11
I) Biomechanical restrictions to limb movement	14
II) Biomechanical patterns in ruminant autopod	15
1.3. Suborder Ruminantia	18
1.4. Objectives	26
<i>2. Material & Métodos</i>	<i>29</i>
<i>Material</i>	<i>31</i>
2.1. Especies estudiadas	31
2.1.1. Muestra actual	31
2.1.2. Muestra fósil	33
2.2. Huesos analizados	34
2.3. Tipología autoecológica	34
2.3.1. Tipos de locomoción	36
2.3.2. Clasificaciones ambientales	44
I. Tipos de sustrato	45
II. Tipos de cobertura vegetal	47

III. Clasificación bioclimática	49
IV. Clasificación biómica	50
2.3.3. Clasificación de talla corporal	51
2.3.4. Grupos funcionales	52
<i>Tratamiento de datos</i>	53
2.4. Bases de datos	53
2.5. Metodología estadística	55
2.5.1. Chi ² : tablas de contingencia	55
2.5.2. Análisis Discriminante	57
2.6. Análisis bioclimáticos a partir de los espectros de locomoción en comunidades actuales de rumiantes	57
<i>3. Relaciones ecológicas entre modos de locomoción y otras variables no morfológicas</i>	65
3.1. Comparación de las variables entre sí	67
3.2. Resultados & discusión	69
3.2.1. Grupos taxonómicos	69
3.2.2. Locomoción	71
3.2.3. Biomas – sustratos	73
3.2.4. Tallas	73
3.2.5. Grupos funcionales	74
3.3. Conclusiones	74
<i>4. Análisis ecomorfológico del autopodio en rumiantes</i>	77
4.1. Caracteres del Basipodio	83
Carpó: Escafoides	85
Semilunar	87
Piramidal	90
Pisiforme	92
Magnotrapezoide	94
Unciforme	96

Tarso:	Astrágalo	99
	Calcáneo	111
	Cubonavicular	119
4.2. Caracteres del Metapodio		125
Metacarpo III-IV		128
Metatarso III-IV		138
4.3. Caracteres del Acropodio		150
Falange I		152
Falange II		156
Falange III		161
4.4. Análisis ecomorfológico		166
Carpó:	Escafoides	167
	Semilunar	169
	Piramidal	170
	Pisiforme	172
	Magnotrapezoide	173
	Unciforme	174
Tarso:	Astrágalo	175
	Calcáneo	183
	Cubonavicular	189
Metacarpo III-IV		193
Metatarso III-IV		198
Falange I		201
Falange II		211
Falange III		215
4.5. Conclusiones generales		219

5. Inferencias ecológicas en rumiantes villafranquienses de España y Francia a partir de la morfología del autopodio **222**

5.1. El Villafranquiense en Europa occidental	224
5.2. Yacimientos villafranquienses analizados	226

Villarroya	227
La Puebla de Valverde	229
Saint-Vallier	231
5.3. Especies fósiles e inferencias paleoautoecológicas	234
5.3.1. La familia Cervidae	235
<i>Croizetoceros ramosus</i>	237
<i>Metacervoceros rhenanus</i>	240
<i>Eucladoceros senezensis</i>	243
<i>Arvernoceros ardei/Cervus perrieri</i>	246
5.3.2. La familia Bovidae	248
<i>Gazella borbónica</i>	251
<i>Gazellospira torticornis</i>	253
<i>Leptobos elatus</i>	256
<i>Gallogoral meneghinii</i>	258
<i>Hesperidoceras merlae</i>	260
5.4. Conclusiones	261
6. Reconstrucciones ambientales a partir de comunidades de rumiantes	264
6.1. Evolución climática durante el Villafranquiense	267
6.2. Caracterización paleoambiental a partir de la anatomía y la locomoción de las faunas de rumiantes fósiles	269
6.2.1. Resultados	270
6.2.2. Discusión y conclusiones	273
7. Synthesis and conclusions	283
Referencias	296
Anexo 1	
Anexo 2	
Anexo 3	
Anexo 4	
Anexo 5	

I. MOTIVACIONES PERSONALES



Mi interés desde pequeña por saber “qué hacemos aquí” y “cómo ha llegado todo esto a ser lo que es” me llevó, con algún pequeño vaivén, a estudiar Geología. Gracias a la Dra. Marian Álvarez y al Dr. Jorge Morales, que me dieron la oportunidad de participar en las excavaciones del Cerro de los Batallones cuando no era más que una alumna de 2º de carrera, descubrí lo que desde entonces ha sido la gran pasión de mi vida. La necesidad de saber qué ocurría en ese largo período entre excavación y excavación y querer ser parte de ello fue lo que me motivó para comenzar una tesis. Son ya unos cuantos años dedicados primero al trabajo de campo como alumna, y más tarde siendo partícipe de primera mano. Esta tesis constituye la consolidación de un deseo personal, ya que siempre sentí la necesidad de ir más allá, de “hacer” ciencia y aportar lo mejor de mí a esta maravillosa disciplina.

Asimismo, este proyecto me ha brindado la oportunidad de trabajar en diferentes lugares de España, así como en Estados Unidos, Francia y Suiza, lo que me ha permitido conocer algunos de los mejores centros de investigación y colecciones a nivel mundial, además de crear importantes lazos profesionales y futuras colaboraciones.

II. AGRADECIMIENTOS



Son muchas las personas a las que debería dar las gracias por haber contribuido a que esta tesis pueda presentarse hoy. Sé que seguro que se me va a olvidar alguien, pero en mi corazón tengo un hueco para cada una. Una vez un buen amigo me dijo que el tiempo pone a cada uno en su sitio. Y con el tiempo he comprobado que es una gran verdad. Nos pone en nuestro sitio en la vida y en el corazón (o fuera) de la gente que nos rodea.

Tengo que empezar dando las gracias a mis directoras de tesis, la Dra. María Teresa Alberdi y la Dra. Beatriz Azanza por haber confiado en mí al otorgarme la beca de su proyecto, por la ayuda que me han prestado y porque, aunque en algunos momentos me pareció imposible, ellas siempre confiaron en que sería capaz de hacer un buen trabajo.

A la Dra. Marian Álvarez Sierra quiero agradecerle ese cariño y respeto que siempre me has demostrado, además de ser la persona que materializó mi primer deseo de participar en una excavación. Siempre recordaré que tú fuiste la precursora de todo esto.

Al Dr. Jorge Morales, por haberme dado la oportunidad de excavar por primera vez en un lugar tan increíble como Batallones y haber sido un referente profesional desde el comienzo.

Al Dr. Pablo Peláez los cables que me ha echado durante este tiempo, ya sea en cuestiones estadísticas, informáticas, logísticas o de cualquier otro tipo.

También tengo agradecer enormemente a los doctores Robert Asher, Luca Belluci, Jorge Morales y Manuel Hernández que aceptaran hacer una primera revisión del trabajo.

Quiero dar las gracias muy especialmente a la gente que más de cerca ha vivido estos años conmigo, mis queridos becarios: Sole, Oscar, Juan, Adri, Vero, Blanca, Laura D., Taube, Ardilla y Mir. Gracias por todos los favores que me habéis hecho. Porque somos un equipo. Porque sabemos trabajar y dar lo mejor de nosotros mismos. Porque nos queremos, nos ayudamos y nos respetamos, y eso es más importante que cualquier otra cosa. Y a Paleodior, por ser un foro de comunicación y resolución instantánea de dudas de toda índole.

A Enrique. Por haber hecho que esta aventura haya estado plagada de planazos, botones, manzanas pochadas, viajes, ballets, risas, jardines inacabados, paseos, bordados, más risas, perlas, maletas, tesoros, reflexiones... por disipar la tristeza incluso en los momentos más duros... por haberme demostrado incondicionalmente tu amor. Por ser mi primer refereee y el mejor remedio contra la desesperación. Sin ti mi vida sería mucho más difícil y triste.

A Beth, por enseñarme lo divertido que es bordar y a ver la vida desde una perspectiva diferente, mucho más interesante y enriquecedora.

A la futura Dra. Susana Fraile. Quiero agradecerte especialmente el apoyo, la ayuda y los consejos que siempre me has ofrecido, desde mi etapa de estudiante a la profesional e investigadora, y sobre todo por el cariño y el respeto que siempre has demostrado con todo el que te rodea, y por la fortaleza que demuestras y contagias.

A Patricia, porque con tu encanto natural has sabido hacerte un hueco entre nosotros y porque eres lo que el museo necesitaba en sus colecciones.

A Manuel, porque si esta tesis se presenta hoy, es gracias a ti. Por creer en mí desde el principio, por tus palabras de consuelo, por tu disposición en cualquier momento y para cualquier cosa. Ya no tengo más palabras para expresarte mi agradecimiento, así que lo dicho, GRACIAS.

A Javi Carmona, por haber aguantado lo indecible con tanto paleontólogo friki alrededor, a veces con una sonrisa y a veces gruñendo, pero subiendo la moral y animando como el que más.

A Ángela, por haber estado conmigo desde el principio de los tiempos. Gracias por tus ánimos, tus cencerrismos, tus risas, tu ayuda, tu amor.

A Andrea, Laurita, Tito y Javi Luengo, gracias por ser un apoyo férreo desde los primeros momentos de esta aventura.

A Vicky, por esos momentos en los que estuve desesperada y me ayudaste, tranquilizándome y haciendo que enfocara las cosas de otra manera, y por todos los buenos consejos que me has dado durante todo este tiempo.

A Manolo Nieto, Israel García Paredes, Javier Elez, Soledad Cuezva e Israel Polonio, porque vosotros me enseñasteis lo maravilloso que era este mundo.

A Cayetana, por hacer de París un lugar mucho más acogedor y de las cenas un momento mucho más agradable. Gracias por todos esos ratos y por el cariño y comprensión que siempre me has demostrado.

A Mauricio Antón, por haber cedido amablemente el dibujo para la portada de esta tesis y algunos otros para otros trabajos. Al Dr. Luis M. Carrascal, por la ayuda estadística que nos brindó en los primeros momentos de la investigación. A la Dra. Carmen Sesé por el cariño y la ayuda totalmente desinteresada que siempre me ha mostrado. A Ana Mazo, Markus Bastir, Raquel López, Fabien Knoll y todos aquellos

compañeros del departamento de Paleobiología del MNCN que siempre me han tratado con cariño y respeto, y a todos aquellos que para bien o para mal me han ayudado a crecer y madurar durante estos años. Y en general a todo el personal del MNCN, especialmente a los bibliotecarios y algunos bedeles, como Ángel, que siempre nos tratan amablemente y con una sonrisa, sin reparar en qué escalón ocupamos en la jerarquía del museo.

Quiero agradecer enormemente al Dr. Jesús Rodríguez las palabras de ánimo y los constructivos consejos sobre la problemática estadística con la que nos encontramos en cierto momento de la investigación. Tu ayuda fue determinante en un momento de crisis que casi me cuesta la vida.

A todo el personal del Museo Arqueológico Regional en general y en especial a D. Enrique Baquedano, por su apoyo y comprensión en los momentos difíciles y su buen humor en los fáciles, y a Belén Márquez y César Laplana por haber sido unos jefes maravillosos y haberme hecho sentir parte del equipo desde el primer momento. Y por supuesto a toda la gente del local, en el orden en el que siempre pienso en vosotros, de punta a punta: Mariano, Epi, Iñaki, Tere, Mari, Feli, Bea, Charo, Pablo, Adriana, Crispi y Gonzalo. Y, por último y especialmente, a mi querida Chusa, por haber sido el apoyo más sólido durante mis meses allí, por tu cariño, tu ayuda, tus ánimos diarios y tu sonrisa omnipresente.

Al personal de la Universidad de Alcalá de Henares, especialmente a Marco Antonio Nieto, Rufino Fama y al Dr. Jacinto Gamó, por su amabilidad, ayuda y comprensión durante nuestra estancia en el laboratorio. A nivel profesional, el trabajo en el laboratorio supuso para mí la mejor manera de acercarme a la realidad anatómica más allá de los huesos limpios de las colecciones.

A la Dra. Marta Moreno García por sus comentarios sobre anatomía, así como por los consejos sobre cómo montar un laboratorio para el procesado de carcasas animales.

Al personal de la EEZA, por su amabilidad y colaboración durante nuestra estancia en Almería, especialmente a Jesús Benzal, quien nos orientó y nos facilitó inmensamente el trabajo allí.

Al personal de los centros de investigación que he visitado durante mi beca, especialmente a Christine Argot, Loïc Costeur, Linda Gordon, Darrin Lunde, Nancy Simmons, Ariel Fleming, Erika Pannen, Teresa Pacheco, Pat Brunauer, Adrián Tejedor, Marcelo Tejedor, Ana Balcarcel y

Bruce Shockey, pero muy especialmente a Eileen Westwig. Thanks darling for being my angel, then and whenever I need you.

A Stephane Peigné, por haber hecho posible mi estancia en París y por estar siempre dispuesto a prestar su ayuda con una sonrisa.

A Pere Bover, porque fuiste mi otro ángel de la guarda en NY. Gracias por haberme acogido en tu casa y en tu vida, por haberme ayudado y consolado tantas veces y por creer siempre en mi trabajo.

A María, porque esta tesis no sería la misma sin tu apoyo y tu trabajo. A Marta, Laurent y David. Gracias a todos por vuestros ánimos, por vuestra hospitalidad, por haberme acogido con los brazos abiertos y haberme hecho sentir totalmente en casa.

A los compañeros de la Universidad de Zaragoza, Andrea, Josemi, Eustoquio, Jorge, Samuel, Juan, Laia, quienes siempre me han hecho sentir como una más del departamento en mis numerosas visitas. Y especialmente a Daniel De Miguel, por su ayuda y sus consejos.

A toda esa gente maravillosa que desinteresadamente ha hecho a lo largo de los años que las excavaciones fueran momentos inolvidables, divertidos e interesantes: Elena Cuesta, Manuela, Omid, Elenita, Dino, Álvaro Revelación, Aitor, Luca, Robert, Gertrud... No puedo dejar de agradecer el cariño que he encontrado entre la gente de Pinilla y la ayuda y los ánimos de último momento. Muchas gracias a todos y especialmente a Mari y al gineceo al completo, a Bárbara Rodríguez (marmota nº 2, nunca olvidaré el madrugón para ahorrarme la caminata mañanera a Rascafría), a Bea, Eva, Marta, Helena, Maicu, Bárbara Corrales, Marga y Ana, porque aunque breve, este apoyo ha sido tan importante como el que más.

A Meri, David, Beg, Patxi, Mariajo, Ignasi, Mireia, Marc, Pancho, Rosa, Giancarlo, Kassia, Alex... mi familia de Fg. Por apoyarme y quererme siempre. Por entender que las cosas no siempre son como deseábamos. Por darme todos los ánimos del mundo, a pesar de no entender por qué hago tantas fotos de pezuñas.

A Bea, Tere, Ana, Angel, Jorge, Almu, Fox, Fer, Almu, Javi, Virginia, Helena, Hugo, Nacho, Ana Mari, Alex, Nacha... que vieron nacer en mí esta extraña pasión, incluso para un geólogo. Pero sobre todo a aquellos que la habéis compartido desde entonces y que estáis dispuestos a sobornar si hace falta para apoyarme hasta el final. Por todo lo que hemos vivido juntos y lo que aún nos queda.

A mis gominolos del alma, porque con vosotros aprendí a ser paleontóloga y diva, y siempre me aceptasteis como una gominola más.

A Pablo, Santi, Cristina y Bea, del Colegio de España en París, cuya amistad fue vital para mi salud mental durante mi estancia allí.

A Eva, Tamara, Sara, Elena y Paula, por aguantar mis quejas cada martes, darme siempre todo su apoyo y hacerme reír incluso en los momentos difíciles y tensos.

A los bioquímicos, Ana, Mada, Noe, Mar, Richi, Dani, Elena, por haberme dado siempre ánimos y compartir penas conmigo.

A mis profesores de ciencias, que casi siempre han sido los mejores, desde el colegio hasta COU: José Andrés, Javier Utrilla y Pilar Ruf. Gracias por inculcarme este amor por la ciencia y el mundo natural.

A Jesús, por tu interés, tus correcciones y tus consejos. Y a Asun, Sergio e Inés, por el cariño que me habéis demostrado en todo momento y vuestra curiosidad por esta bella disciplina.

A Pili, Enrique, Quique, Begoña, Fernando y Carol. Gracias por querernos y cuidarnos como siempre lo habéis hecho, con ese calor que sólo da la familia y esas cantidades ingentes de amor, clínex, clases particulares no remuneradas, tortillas de patata y hojitas verdes de lechuga.

A Paula y Marina. Por creer siempre en mí. Por ser parte de mi vida desde que tengo uso de razón. Por darme siempre vuestro apoyo y vuestros consejos y haber sido el mejor Pepito Grillo del mundo.

A Jose. Por quererme de esa manera tan tuya desde el momento en que me conociste y por haberme dado el regalo más bonito del mundo.

A toda mi familia. Especialmente a mis abuelos, que aunque nunca habéis llegado a entender por qué me gusta trabajar sin cobrar, pasarme los veranos entre polvo y moscas, y estudiar huesos de bichos muertos antes de ayer, siempre, siempre, siempre, me habéis apoyado y os habéis sentido orgullosos de mí. Gracias porque sois una de las cosas más grandes que tengo en la vida.

A mis padres. Por haberme apoyado incondicionalmente. Por vuestra confianza y paciencia. Por todos los malos ratos que os he hecho pasar. Por haber aguantado mis nervios y mi mal humor. Por los ánimos en las noches en vela. Porque sin vosotros nada de esto habría sido posible.

A Nacho. Por haberme ayudado en la subida a la montaña y confiar siempre en que llegaría. Ahora ya podemos disfrutar juntos de las maravillosas vistas.

En definitiva, esta tesis está dedicada a toda la gente que me ha enseñado a amar la paleontología, me ha ayudado a llegar hasta ella, o la ha compartido conmigo,

GRACIAS

"If we have no direct evidence of fossils or human chronicles, if we are forced to infer a process only from its modern results, then we are usually stymied or reduced to speculation about probabilities. For many roads lead to almost any Rome."

- Stephen Jay Gould -

III. ABSTRACT



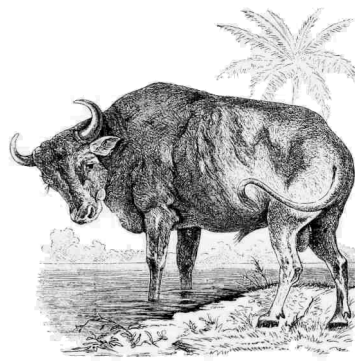
Recent and extinct ruminants have diversified into numerous niches over time. Their functional morphology has been widely used in paleoenvironmental reconstructions, since its members have been considered sensitive indicators of climate and landscapes changes. Most studies have focused on dentition and cranial features, pushing the postcranial skeleton into the background. However, skeletal structure provides extremely useful information about locomotor system, which can likewise offer clues about environment. In other words, locomotor adaptations seem to be related to specific patterns of predator avoidance and food search strategies that are habitat specific.

To expand the knowledge that we have so far about such relations, and subsequently, to infer them in fossils, the present work examines in detail the autopod of a number of extant and Plio-Pleistocene ruminants from three Mediterranean localities (Villarroya, La Puebla de Valverde and Saint-Vallier). The number of morphological characters considered by other authors to date has been enlarged and enhanced, as well as the habitat range. Phylogeny has also been taken into account in a first approach.

Results show that two main groups may be established based on locomotion: gallop-stotting (type I) and bounding gallop-zigzagging (type II). The first is mainly used by species living in open and clear environments, which principally are bovids (except Cephalophines). The latter is primarily practiced by moschids, tragulids and cephalophines living in dense habitats. Another important conclusion to be drawn is that metatarsal III-IV can be considered the best ecological indicator among autopod bones, while the rest of the elements provide more limited information. It can be summarized that those bones with strong insertion marks and traits limiting the movement in a parasagittal plane, belong to species with type I locomotion. In contrast, weaker marks and morphologies allowing lateromedial swings are characteristic for those species with type II locomotion. These ecomorphological characters, defined by extant taxa morphology, have been applied to fossil species, finding that both *Metacervoceros rhenanus* as *Eucladoceros senezensis* lived in forests with well-developed understories and

close to wetlands. In contrast, *Gazella borbonica* and *Gazellospira torticornis* inhabited more arid, open and clear environments, probably with abundant sandy and/or stony substrates. The ecotonal habitat between these two landscapes would be occupied by *Croizetoceros ramosus* and *Leptobos elatus*, which seem to have more ubiquitous lifestyles. *Croizetoceros* preferred denser areas, while *Leptobos* inhabited more open spaces. The caprines, *Hesperidoceras merlae* and *Gallogoral meneghinii*, probably occupied steep terrains and adjacent plains in the vicinity of the fossil sites. The less rough zones of these areas could have been inhabited, at least seasonally, by *Gazella* and *Gazellospira*. In this work, we have also relied on analogies with extant communities, developing a new paleoecological method to infer bioclimatic conditions from the locomotor spectrum of fossil communities. Bioclimatic analyses show that it is possible to discriminate tropical/subtropical vs. temperate, arid vs. humid, and forest vs. non forest biomes (with 70%, 68% and 70% of correct classification respectively). Based on all this information, we propose a mosaic environment for the fossil localities, with a predominance of arid plains, but dotted with forest patches and steep landscapes. Bioclimatic analyses provide temperate and non forest regional conditions for the three localities. However, regional climate would be more arid in Villarroya and Saint-Vallier than in La Puebla de Valverde.

1. INTRODUCTION & OBJECTIVES



Understanding the basic structure and function of organisms is one of the oldest areas of research pertaining to the natural world. **Ecomorphology** is a very useful instrument developed to deal with this matter. As a branch of ecology it sheds light on the relationships between ecology and morphological variation (Wainwright & Reilly, 1994), or how an organism structure works in a particular context. By its nature, this discipline has drawn researchers from a wide range of fields, and a number of studies have addressed those relationships between morphology and ecology (e.g. Bock & von Wahlert, 1965; Dullemeijer, 1972; Lewontin, 1978; Alexander, 1988; Hillenius, 1992; Wainwright & Reilly, 1994; Wainwright, 1996; Jones, 2003).

1.1. ECOMORPHOLOGICAL STUDIES IN PALEOECOLOGY

Ecomorphological studies have constituted an effective tool to infer ecological characters related to extinct fauna, and have formed a cornerstone of paleontology for decades. Two decades ago, Van Valkenburgh (1994) presented the advantages of studying questions of form and function from a paleoecomorphological perspective: (1) the fossil record documents the history of morphological adaptations; (2) the fossil record frequently yields multiple examples of the evolution of a particular feature or suite of features under similar environmental conditions, showing examples of convergent evolution and (3) the history of extinct organisms expands our knowledge and reveals surprising and significant exceptions to present-day patterns.

Van Valkenburgh (1994) also states that two general sorts of paleoecological studies can be performed relying on ecomorphology. First, those aimed at understanding autoecological aspects from the bone morphology of the species. They help to predict aspects of the paleoenvironment such as vegetation structure or climate (Pérez-Barbería & Gordon, 2001; Pérez-Barbería et al., 2001; Solounias & Semprebon,

2002; Van Damme & Vanhooydonck, 2002; Palmqvist et al., 2003). The second group, in a sinecological level, consists of those directed towards the analysis of species interactions and community evolution over time (Andrews et al., 1979; Legendre, 1986; Andrews, 1995; Hixson, 1998).

The theoretical basis for this kind of inference rests usually on locomotor types and feeding styles of living organisms, whose habits can be observed directly from nature. Extant and extinct vertebrates have been widely studied with ecomorphological interest although, according to Van Valkenburgh (1994), Cenozoic mammals are maybe the best studied group due to their large body size, a richer fossil record than others, and their relative recency. The dental-dentary adaptation to diet has been well established across ungulate taxa, since this group is expected to closely track changes in vegetation structure, and an extensive number of works have been carried out (e.g. Rensberger et al., 1984; Solounias et al., 1988; MacFadden et al., 1999; Williams & Kay, 2001; Solounias, & Semprebon, 2002; Mendoza & Palmqvist, 2006b; Clauss et al., 2008; DeMiguel et al., 2008). Grazing is suggested to increase teeth wear due to the richness of fiber or silica in the ingested food. Consequently, hypsodonty (i.e. high-crowned teeth) has long been recognized as an adaptation to a tough, fibrous diet (Vrba, 1980), and hence, as a suitable environmental indicator (Fortelius, 1985; Janis, 1986, 1988a). However, in the last two decades, new techniques like the study of teeth micro- and mesowear have gained importance in paleoecological reconstruction (Hayek et al, 1992; Solounias & Moelleken, 1992; Fortelius and Solounias, 2000; DeMiguel et al., 2011).

Kappelman (1998) states that “species occurring at the extremes of the diet and habitat spectrum are predicted to have locomotor adaptations that facilitate their food search in their specific habitats”. In the same way that skull and tooth anatomy provides substantial information concerning dietary and associated behaviors, many postcranial skeletal characters can be analyzed as adaptations to different modes of locomotion (Smith & Savage, 1956), which, in turn, is selected by the specific environment or

substrate occupied by an organism (Dagg, 1973; Scott, 1979; Andrews, 1995). However, ecomorphological studies based on locomotor adaptations have received less attention and, consequently, ecomorphology in fossils is comparatively much less developed than those based on diets.

The present work focuses on two ecomorphological approaches established by Van Valkenburgh (1994). One of them integrates current ruminant taxa to infer aspects such as locomotion and paleoenvironment or substrate in which fossil species lived and moved. The other method allows inferring with the ecological characteristics of the biome in which all the ruminants found in the studied fossil sites would have lived.

1.1.1. Paleoecomorfolological inferences from postcranial skeleton of ruminants - antecedents

Digital morphology in ungulates is, according to McMahon (1975), Leinders (1979) and Scott (1985), particularly determined by locomotor behavior. The exhaustive study of the biomechanics and locomotion in extant ruminants, has led Walther (1969), Kappelman (1988) and Caro et al. (2004), to establish some curious relations between aspects of their locomotor behavior and variables such as habitat, body size, group size or predator avoidance. Under these premises Scott (1985), Köhler (1993) and Plummer & Bishop (1994), relate metapodial length and morphology to cursoriality and habitat in bovids, and point out that those species living in open country settings tend to have relatively longer metapodials than those inhabiting woodlands or mountains. Kappelman (1988, 1991), Kappelman et al. (1997) and Scott et al. (1999) have demonstrated how certain morphological characters, such as the femoral head shape, are also functionally related to cursorial adaptations in extant bovids, and differ between forest, woodland, and savannah dwellers. Their results show that open country bovids display a high degree of cursoriality, which aid in their pursuit of food over long distances, while species living in more

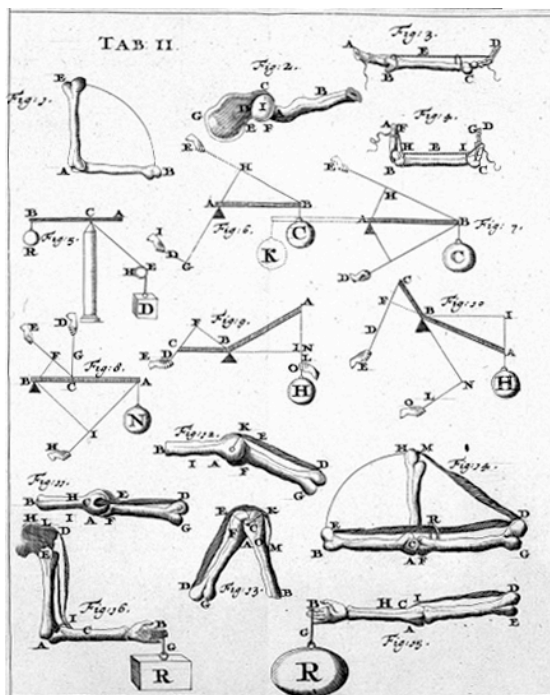
closed habitat show greater maneuverability, which facilitates food search in uneven terrains. More recently, similar studies have been performed on bovid astragali (DeGusta & Vrba, 2003; Weinand, 2007; Plummer et al., 2008), phalanges (DeGusta & Vrba, 2005a), and long bones (Mendoza & Palmqvist, 2006a). Kovarovic & Andrews (2007) incorporate one tragulid and four cervid species to the sample, as well as traditionally ignored bones such as carpals, naviculocuboids and cuneiforms. In a work that includes some more ungulates, Schellhorn (2009) finds that horses and bovids living in grasslands show the same adaptations, but it is not able to distinguish between cervids from their habitat preference.

However, while all these works are primarily based on biometrical characters, few studies have paid attention to the ruminant bones from a strictly morphological point of view (Gentry, 1970; Köhler, 1993; Pfeiffer, 1999a; Breda et al., 2005; DeGusta & Vrba 2005b, Curran, 2012). Geometric morphometric analyses or biomechanical principles, such as stronger tendons and ligaments leaving more pronounced marks on the bones, as well as weaker tendons leaving softer scars, have been used by these authors to infer ecological features from postcranial characters in extinct species.

1.2. LOCOMOTION & BIOMECHANICS

Far from being a new topic in science, locomotion has been a subject of interest for almost 2000 years. Galen (AD 130-200), a Greek physician and philosopher who worked mainly in medicine, anatomy and physiology, was probably the first who investigated this matter. But it was during the 17th century when Giovanni Alfonso Borelli, in Naples, and William Croone, in England, wrote the first extensive essays about mechanics of locomotion (Smith & Savage, 1956). Borelli (1680), in his posthumous work "*De motu animalium*", applied mathematical rules to animal mechanics, and considered, for the first time, bones as levers (Maquet, 1989) (fig. 1). Croone studied in depth anatomical questions such as muscular contractions and its relation to muscular structure. But it was

not until two centuries later when Marey (1879) carried out one of the first scientific studies about terrestrial and aerial locomotion, describing different gaits in horses and humans with the aid of ingenious devices that yielded information about the pressure of the foot on the ground, with its duration and its phases. Since then, and specially in the last century, locomotion and biomechanical constraints of postcranial skeleton have been extensively studied and innumerable works have been published up to now (e.g. Edgerton, 1936; Howell, 1944; Slijper, 1946; Smith & Savage, 1956; Hildebrand, 1959, 1975; Dagg, 1973; Gambaryan, 1974; Coombs, 1978; Alexander & Jayes, 1983; Garland, 1983; Hildebrand & Hurley, 1985; Heglund & Taylor, 1988; Biewener, 1989a, 1989b, 1990, 1999, 2006; Garland & Janis, 1993; Stein & Casinos, 1997; Carrano, 1999; Iwaniuk & Whishaw, 2000; Gasc, 2001; Pike & Alexander, 2002; Wickler et al., 2003; Lovegrove, 2004; Fischer & Blickhan, 2006; Schilling & Hacker, 2006; Biewener & Daniel, 2010). These authors explore, in different groups like mammals and dinosaurs, questions of cursorial adaptations, bone stress and energy cost during locomotion, skeletal morphology and structure. Among mammals, ungulates have been particularly interesting taxa to address these issues, due to their great variability in physiology and modes of life (Gregory, 1912; Dagg & de Vos, 1968a, 1968b; Leinders &



Sondaar, 1974; McMahon, 1975; Alexander et al. 1977, 1979; Leinders, 1979; Pitcher, 1979; Heckner, 1982; Biewener et al.,

Fig. 1. Illustration from "*De motu animalium*" by G. A. Borelli (1680). This author was one of the first to put animal mechanics and physical precepts together. He expressed his opinions as a mathematician on problems that further stimulated the curiosity of many generations of researchers to come.

1983; Rose, 1987; Janis et al., 2002; Jennings et al., 2003; Lilje et al., 2003; Caro et al., 2004; Caro, 2007; Fischer et al., 2007, 2008; Shockey & Flynn, 2007; Croft & Anderson, 2008; Lee & Biewener, 2011).

We can conclude that the analysis of living forms serves as a model to extrapolate numerous features in fossil taxa, even as phylogenetically distant as the dinosaurs.

1.2.1. What does cursoriality mean?

Since Gregory (1912) introduced the concept “cursorial” to define the type of ungulate displacement adapted to run in open environments, distinguishing between subcursorial, mediportal and graviportal locomotions, this term has suffered numerous interpretations within the last century (see Carrano, 1999, for a complete revision of the historical acceptions). The addition of qualitative and quantitative parameters, such as location of muscle attachments, posture and leg lengths (Smith & Savage, 1956, Gambaryan, 1974), as well as weight (Coombs, 1978; Alexander & Jayes, 1983; Alexander, 1988), has improved our knowledge in this matter, but also has complicated its definition. Some authors, like Jenkins (1971), define cursoriality based on femur and humerus position during the swing and support phases. According to him, cursorial mammals show a more vertical than horizontal component in these bones during locomotion, and limb movement is performed basically in a parasagittal plane. Coombs (1978) tried to extend this concept to dinosaurs, defining a series of physical and morphological features common to any cursorial animal, and argued that convergent evolution results from the restrictions imposed by physical rules. He suggests that a pattern of adaptations that can be understood in terms of theoretical predictions. These can be recognized in most of runner species and should be interpreted as inevitable for cursorial species. Coombs (1978), however, agrees with other authors in the difficulty of defining this term, and asserts that it must be based primarily on morphology and not on performance or on absolute speed reached by an animal.

We conclude, therefore, that the term “cursorial” is still very imprecise to be considered as a valid locomotor category, and it should only be used only to refer to rapid and skilful displacement. But since its use is widespread, in this work it will be used as a synonym of ‘fast running’.

1.2.2. Locomotor system in tetrapods

The displacement of animals with endoskeleton is managed by the articulation of the bones through a series of muscles that act as drivers of the movement. A muscle is a bundle of fibers that has a high contractility, causing it to contract when receiving the appropriate order. Tendons, which are composed of fibrous connective tissue, attach muscles to the bones. Ligaments, also essential for the movement, are fibrous, short, strong, and slightly elastic bands that join the bones among themselves to keep the structures stable.

In tetrapods, the limb skeleton is the main part of the locomotor system. It is divided in three regions: stylopod, zeugopod, and autopod, from proximal to distal trunk (fig. 2). The first one (stylopod) is jointed to the axial skeleton through the scapula, which articulates with the humerus, and pelvis, in articulation with the femur.

Stylopod consists of a unique long bone, humerus in the forelimb and femur in the hindlimb, which articulates proximally with the scapular and pelvic girdles respectively. Two long parallel bones along the longitudinal limb axis form the zeugopod. This unit comprises radius and ulna in the foreleg, and tibia and fibula in the hind leg. The distal end of tetrapod limbs, the autopod, is formed by three anatomical units: basipod (carpus in the manus and tarsus in the pes), metapod (metacarpals and metatarsals in fore and hindlimb respectively) and acropod (phalanges). Among mammals, autopod presents different configurations according to the group, as can be seen in fig. 2.

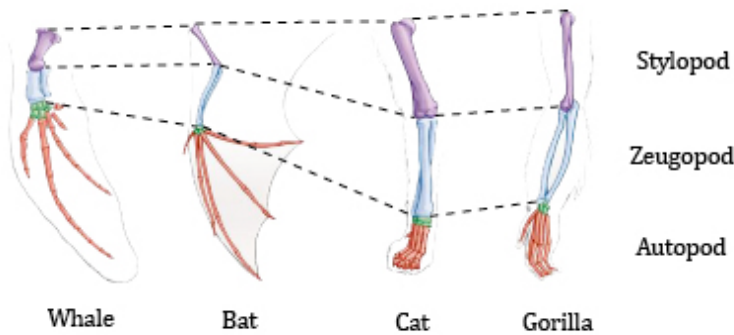


Fig. 2. Forelimb structure in different mammals (after Krogh, 2007).

1.2.3. Biomechanics of mammalian locomotion

Mammals are remarkable among tetrapods in their variety of gaits they display when fleeing from predators. These are determined to a large extent by features such as general limb configuration or body size, as well as structure and habitat of their ancestors (Smith & Savage, 1956; Daggs, 1973). Mammalian evolution is marked by a transition from bisegmented and sprawled legs, with bilateral movements of the body axis (in reptiles), to tri-segmented legs, brought together under the body, and dorsoventral movements (Hildebrand, 1974). The straightening of legs is an adaptation designed to transmit increasing weight through a vertical axis (Osborn, 1900). Reconstructions from the fossil record suggest that sagittal bending abilities may have evolved within the therian mammal lineage (Vasquez-Molinero et al., 2001; Ji et al., 2002), abilities that were added to the plesiomorphic lateral bending and long-axis torsion (Pridmore, 1992).

The addition of active locomotive segments is achieved in two different ways in cursorial mammals. In the first configuration, the scapula becomes more mobile in the forelimb due to the loss of the clavicle, and is added as the proximal locomotor segment. Thus, no appendicular musculature can be incorporated into propulsive effort by vertebral flexion. This is used in a very effective way by some carnivores, who can reach very high speeds besides a relatively modest development of osteological cursorial adaptations. The second way consists of the lengthening of the existing distal element in the limbs. The feet are

therefore becoming the third segment thanks to the “new” joints (Jenkins & Weijs, 1979). As a consequence of this anatomical reorganization, serially homologous elements, such as the humerus and femur, match no longer among them, and the functional correspondence is now: a) shoulder blade to thigh; b) upper arm to lower limb; and c) forearm to foot. The skeleton of primitive cursorial ungulates (ruminants and equids) underwent these latter structural changes, which are going to primarily affect the action of the legs during locomotion.

1.2.4. Locomotor pattern in ungulates

The reduction of transport energy requirements should be another important consideration in the design of mammalian legs (Hildebrand, 1985; Hildebrand & Hurley, 1985; Myers & Steudel, 1985; Steudel, 1990). As an example, cursorial mammals tend to concentrate muscular mass near the trunk (the muscles are inserted high on the legs), and not near the tip of the limb (only tendons pass lower), where its inertia would restrict speed of movement (Smith & Savage, 1956; Hildebrand, 1985, Lieberman et al. 2003). This wedging is even more pronounced in mammals with a single functional element in the metapod, such as cursorial ungulates, which display exceptional slender and light distal elements. The relative elongation of the feet in these mammals is possible due to higher structural efficiency of a single bone, which resists bending forces better than two bones of the same cross-sectional area (Smith & Savage, 1956). Therefore, the ruminant cannon bone (third and fourth metapodials fused) is an extremely important element in the reduction of the moment of inertia in the legs during the horse gallop. However, authors like Taylor et al. (1974), Taylor et al. (1982) and Heglund (1985) assert that this feature does not significantly reduce energy costs. Raichlen (2006) explores other adaptive scenarios to explain this proximal concentration of limb mass, and proposes that it could be an adaptation for acceleration capabilities, since these abilities should be subjected to selection pressures to either catch prey or evade predators.

Artiodactyls (without cetaceans) and perissodactyls are characterized by showing long and hard hooves at the end of their toes, which support most of the body weight and allow an unguligrade mode of locomotion (unlike plantigrade or digitigrade types shown by other groups) (fig. 3).

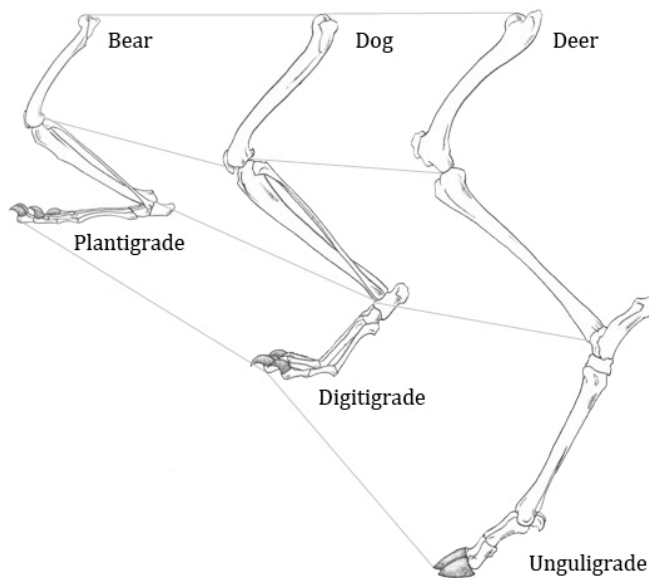


Fig. 3. Structural differences between the three types of terrestrial locomotion. In plantigrade animals the foot rests directly on the ground, as in humans and bears. In the digitigrade mode, only part of the phalanges do, as in dogs and cats. In the unguligrade mode, the leg rests on the hoof covering the phalanges, as in deer and horses (after Myers, 2006).

This kind of locomotion illustrates a major innovation in the evolution of a cursorial lifestyle. It was pushed on early ungulates by fast-running predators. Contrary to other groups that have increased the speed of stride to gain velocity, unguligrades have increased the length of stride by raising the heel and digits off of the ground, therefore increasing consequently the number of joints that move the legs forward. This cursorial adaptation, together with an increase in energy efficiency was, according to Janis & Wilhem (1993), favorable to access patchy resource distribution in increasingly open habitats during the Cenozoic. Carroll (1988) even proposed that the extremely rapid radiation of artiodactyls within the Eocene must be attributed primarily to advances in their locomotor apparatus, not to changes in their dentition.

However, ungulates do not display an identical configuration of their limbs at all. Perissodactyls (from Greek *perissos*-, odd number) show

a mesaxonic foot structure, meaning the third digit bears most of the animal weight. Artiodactyls (*artios-*, even) present a paraxonic condition, in which the third and fourth digits are the principal weight bearers and the axis of the foot passes between these toes (fig. 4).

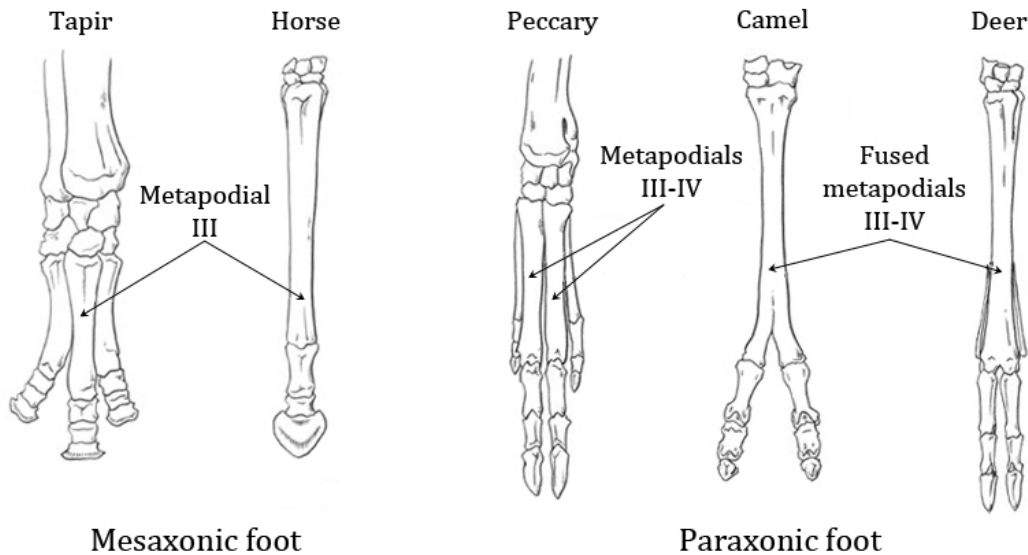


Fig. 4. Mesaxonic and paraxonic feet in ungulates. In mesaxonic condition, the third metapodial is longer than the others, even the only one present in terminal forms like *Equus*, and bears most of the animal weight. In paraxonic patterns, the third and fourth metapodials act as weight bearers, and can be separated, as in peccary (Tayassuidae), or fused in different degrees, as in camels and most of ruminants respectively (after Howell, 1944).

Ruminants show some other diagnostic features in the autopod. First, they present the artiodactyl double-pulley astragalus. However, unlike the rest of the artiodactyls, they show the third and fourth metapodials (III-IV) almost completely fused forming a cannon bone, as mentioned before. Ruminants have also lost the first digit (I), the second and fifth ones (II-V) are reduced, vestigial, or absent. The loss of lateral metapodials leads to a reduction in the number of elements, either by disappearance, as trapezium in carpus, or by fusion to form a single bone, as magnum and trapezoid in carpus, and cuboid and the navicular in tarsus. This latter fusion, which forms the naviculocuboid, defines the suborder

sinapomorphy (Sudre, 1978). An extreme fusion of tarsal elements is recognized by Leinders & Sondaar (1974) in some ruminants from mediterranean island. These authors interpret it, as Schaeffer (1947) and Rose (1985) do, as a cursorial adaptation that implies stronger joints, which reduce the ability for lateral movements and, hence, for zigzagging within the undergrowth. Finally, although most mammals have preserved the tibia-fibula configuration in the hindlimb, ruminants lack fibula, preserving only a small bony splinter in the lateral side of the proximal tibia.

I) Biomechanical restrictions to limb movement

Bone morphology allows the study of the degree of articulation of the joints, and hence, the potential limb mobility. A good example can be found in ungulate tarsus. The ruminant double-pulley astragalus allows a high articulation in the parasagittal plane with the tibia as well as with the naviculocuboid. If ruminant and equid tarsus are compared, the latter presents a lower articulation, since the equid astragalus shows an only proximal pulley, and the articulation with the naviculocuboid is flat instead of grooved, as in ruminants.

Therefore, it can be deduced that different movements necessarily will require different bone morphologies, as well as diverse insertions for tendons and ligaments. As Bertram & Gutmann (2009) state, understanding the function of the different gaits in the locomotion of mammals is important for interpreting the structure of the locomotor system in each species. According to Köhler (1993), the horse gallop is favored by a series of joints that limit bone movements to the parasagittal plane. In the autopod, this is mainly achieved through: I) the insertion of strong ligaments that prevent an excessive phalangeal separation; II) facet joints fitting bones together; III) the development of pronounced verticilli in the metapodials which put the phalanges on “rails”; and IV) strong tendons from powerful extensor muscles.

Another type of locomotion, such as bounding gallop or zigzagging,

requires greater lateromedial mobility of the joints (eversion), to prevent dislocations during rapid movement through rough terrains. This is reached by opposite anatomical features than in the horse gallop, which are: I) slack ligaments; II) facet joints allowing bone movements in both vertical and horizontal planes; III) higher degree of articulation between the phalanges and the metapodials and each other; and IV) flexor muscles are stronger than the extensors.

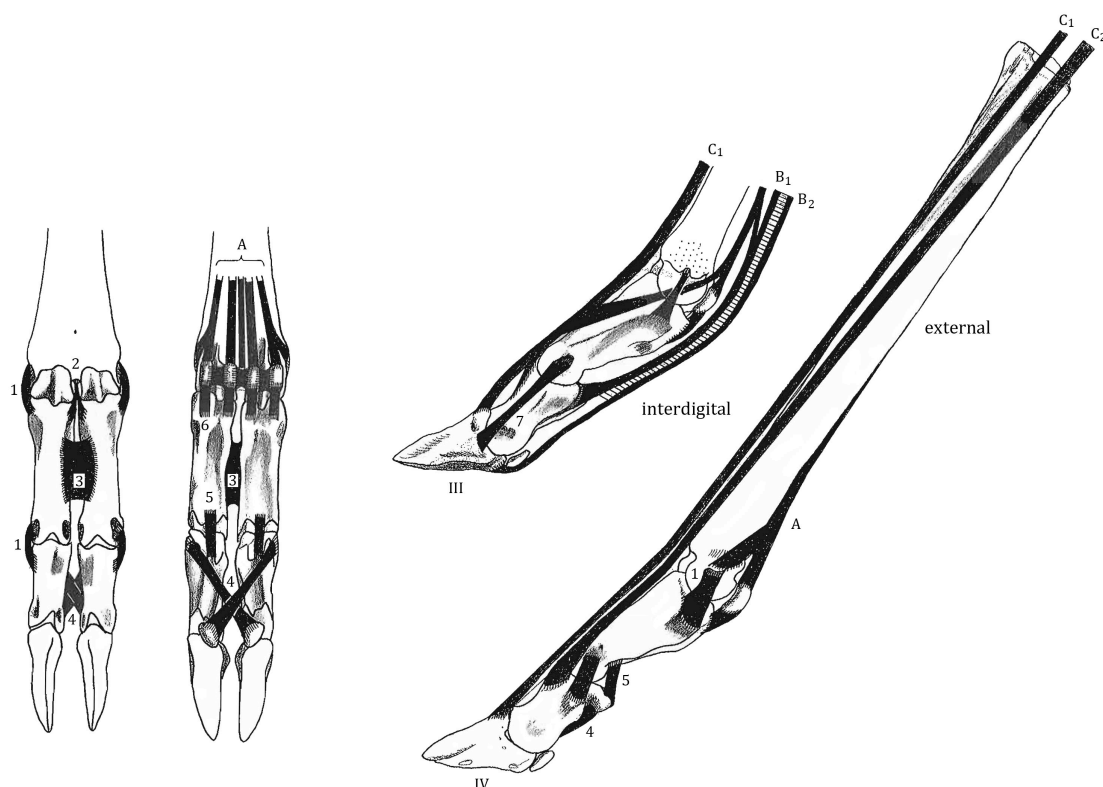


Fig. 5. Tendons and ligaments corresponding to the digits III and IV. **Tendons:** A: interosseous; B1: Flexor digitorum superficialis; B2: Flexor digitorum profundus; C1: Extensor digitorum comunis (forelimb), Extensor digitorum longus (hindlimb), (middle phalanx of the third digit and distal phalanx of the third and fourth digits); C2: Extensor digitorum lateralis (middle phalanx of the fourth digit). **Ligaments:** 1: collateral ligaments; 2: interdigital collateral ligament; 3: proximal interdigital ligament; 4: distal interdigital ligaments; 5: central ligaments; 6: collateral sesamoidean ligaments; 7: interdigital pair (after Köhler, 1993).

II) Biomechanical patterns in ruminant autopod

Leinders (1979) defines three basic biomechanical patterns for the

ruminant distal limbs (manus and pes), based on the phalangeal orientation of the metapodials, and on the metapodial position relative to the ground. These differences allow him to define three taxonomic and environmental groups: a) forest-adapted cervids; b) savannah-adapted bovids; and c) mountain-adapted bovids. From these patterns, Leinders (1979) also concluded that bovid joints allow a higher flexion than those in cervids.

Köhler (1993), taking Leinders' models, showed only two ways in which phalanges articulate: type A, with phalanges in a straight line and relying more or less on the ground (fig. 6A), and type B, with higher articulation between phalanges, which allow for middle phalanx placing in a nearly perpendicular position to the ground (fig. 6B). This author considered that these biomechanical configurations are closely related to the environment (and are not taxonomy dependent). Type A is found in animals typical of forests with moist and soft grounds, while type B is mostly found in animals living in open habitats with hard and dry soils.

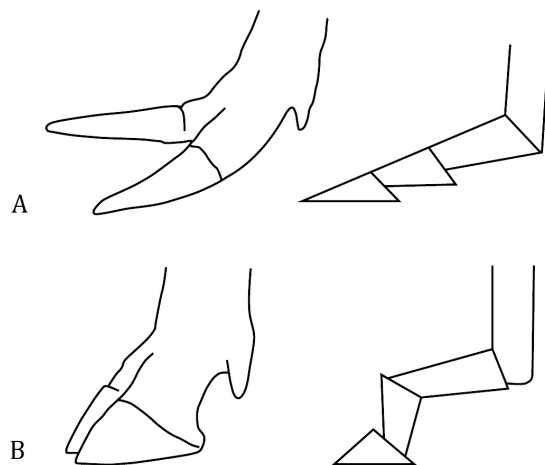


Fig. 6. Different types of articulation among phalanges. Picture A correspond to a *Tragelaphus spekei* foot. Picture B is based on a foot of *Connochaetes*. (after Köhler, 1993).

Leinders (1979), and later Köhler (1993), also reconstructed the potential movement of both types, in order to establish the maximum toe flexion or extension allowed by metapodial-phalangeal joints (fig 7).

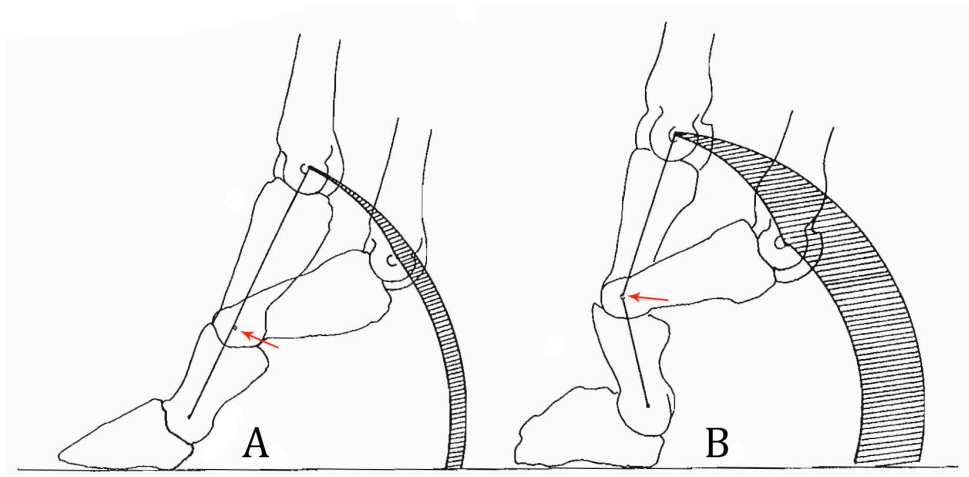


Fig. 7. Reconstruction of joint movements in Köhler's feet types. Arrows show the different articulation in model A respectively to model B. (after Köhler, 1993).

Such reconstructions show that the metapodial movement presents higher components, both horizontally and vertically, in open environment species than in those typical of forested settings, where metapodials move only along the radius determined by the phalanges. Since distal limb ends are considered responsible for absorbing the shock generated during locomotion, Leinders (1979) interpreted that higher phalangeal mobility provides toes with greater capacity to absorb such forces. This is achieved by dorsal flexion in the metapodial-phalangeal joint, and by volar flexion in the proximal interphalangeal joint, which also results in a greater "pogostick" effect. Consequently, in Köhler's model, type B morphology is considered by Leinders (1979) related to species that display great jumping ability, either in sparsely vegetated environments or mountains. Köhler (1993) disagrees with this assumption arguing that good jumpers are more common in wooded habitats. The present work deals with this problem and clarifies some questions related to locomotion-habitat relationships.

1.3. SUBORDER RUMINANTIA

The suborder Ruminantia (Mammalia, Cetartiodactyla) is constituted by a group of herbivorous ungulates that have the habit of ruminating or chewing the cud. Artiodactyls (excluding cetaceans) and perissodactyls are usually considered as the “true” or modern ungulates. Differences between artiodactyls and perissodactyls seem to have been crucial in their different evolutive success. Perissodactyls are widely represented in the fossil record but their diversity decreases gradually since Oligocene, with only 6 extant genera and 17 species remaining today. Artiodactyls, also called even-toed ungulates, however are represented with around 240 extant species, included in more than 90 genera (Huffman, 2005). This is probably due to their endurance of drastic changes during the Late Cenozoic (Vislobokova, 2008), although new data based on molecular analysis are increasing these numbers spectacularly (Groves & Grubb, 2011).

Diacodexis, the oldest known artiodactyl (Lower Eocene from Eurasia and North America), was a small sized and lightweight animal (Schaefer, 1947). Estes (1991) asserts that this conformation (what he calls “duiker morphology”) is a prototype for life in the forest understory, because this pattern is very standardized and occurs in forest herbivores of many families of forest herbivores on many continents. According to him, Geist (1998) proposes that early artiodactyls had a *saltation* mode of locomotion, which allowed them the possibility of a fast flight from predators in tangled environments. Comparison of limb proportions of *Diacodexis* with living ungulates suggest that it was the most highly cursorial of Lower Eocene mammals (Carroll, 1988).

Diacodexis probably had five toes (Schaefer, 1947) but, since it already presents the double-pulley astragalus (Godinot, 1981; Rose, 1982; Hussain et al., 1983), it seems its tarsus reached its artiodactyl configuration before any significant alteration happened in the number of metapodials.

Within artiodactyls, ruminants are considered the most modern group. There has been a persistent trend in selection for a cursorial mode of life, with the consequent evolution of unguligrade locomotion. Forms like deer or antilopes show the most extreme toe reduction ever seen in an extant or extinct artiodactyl, with only two functional digits in each foot. But, as seen before it is the fusion of the cuboid and navicular bones what constitutes the sinapomorphy defining this suborder (Sudre, 1978). They comprise one of the most successful extant groups among large mammals and show incredible diversity in size, form, climatic tolerance, social organization, and locomotor and dietary preferences. This group shows a wide range regarding to their body size and weight, ranging from the lesser Malay chevrotain (*Tragulus javanicus*), with a body mass of 0.7 kg, to the giraffe (*Giraffa camelopardalis*) with up to 1800 kg (Huffman, 2005). Sexual dimorphism is present, with males bigger than females. However, in tragulids and cephalophines, females tend to be slightly larger than males, which is somewhat unusual in mammals.

Ruminants are present in most of the continents, except Australia and Antarctica, and practically in all altitudes and latitudes. This group has shown a great capacity of adaptation, since a lot of species have been introduced in non native areas and have survived giving rise to feral populations.

We have worked with the taxonomic classification defined by Grubb (1993), with modifications by Groves et al. (1995) and Grubb (2000, 2001). Recently, these authors have published a new classification (Groves & Grubb, 2011), but it has not been taken into account in the present work due to the main analyses were performed before its publication.

Taxonomic classifications are continuously being revised and modified based on new molecular studies. Phylogenetic relations are extremely controversial because of a new concept of species, which is based on molecules and not on morphology, as it used to be. Here species

are continually established and deleted. As an example, 8 species of giraffe are now determined instead of the traditional *Giraffa camelopardalis* (Groves & Grubb, 2011). The classification used here is more conservative, and very similar to that published in Mammal Species of the World (Wilson & Reeder, 2005). As for the phylogeny, we have followed the one published by Hernández Fernández & Vrba (2005), since it is the only one to date showing a complete estimate of the phylogenetic relations among the ruminants in whole. It further combines morphological, ethological and molecular information, and includes a temporal calibration by using paleontological data. Within this list, the suborder Ruminantia is distributed in six families divided into two infraorders, Tragulina and Pecora:

The infraorder **Tragulina** includes only one living family, the Tragulidae or mouse deer. It includes the most “primitive” representatives among ruminants. In most accepted taxonomic clasifications, the



family Tragulidae includes three extant genera with four species. Living tragulids occur exclusively in Southeast Asia and central and western Africa, commonly in subtropical latitudes. They are characterized by the absence of horns and antlers and by a curious aponeurosis of muscles that ossify to form a plate to which the sacral vertebrae are attached. The ectomesocuneiform is fused to the metatarsal, and the second and fifth digits are still evident. In some specimens, the third and fourth metacarpals remain unfused, though they keep the paraxonic configuration. The upper incisors are gone, but upper canines are present. They typify the small, forest-adapted cursorial mammals.

The infraorder **Pecora** is considered a monophyletic group, and much more diverse than Tragulina. It is divided into five living families

(Bovidae, Cervidae, Moschidae, Giraffidae and Antilocapridae), traditionally differentiated according to their cranial appendages, limbs and dentition. However, Pecoran phylogeny is still unclear since this lineage suffered a rapid radiation, and consequently the development of diverse characters during a very short time span (Upper Oligocene-Miocene) (Kraus & Miyamoto, 1991).

The family **Bovidae** is the most diverse group of living ruminants. They inhabit primarily the Old World, although a reduced number of species can be found in North America, and are present in



every terrestrial biome. Most of bovid subfamilies are considered the best adapted ungulates to open and dry environments, forced by the predators' selective pressure. These move usually with a gallop fashion and feed on grasses. But subfamily Cephalopinae, and some members of the Bovinae, present absolutely different ecological features, inhabiting forests and/or wetlands, moving with zigzag or bounding gallops and eating leaves and fruits. Others, like subfamily Caprinae, are highly specialized in mountainous habitats, with specific adaptations to climbing.

Males and often females carry horns that are never shed and are mainly composed of a keratin sheath over a bony core (os cornu) that is fused to the frontal bones early during the development. Horns, which can adopt a high morphological diversity, are mainly used as defensive weapons against predators and during the fight for mates. The antipredator behaviors developed by bovids vary extraordinarily among groups. Small and forest species usually lie on the ground, in a cryptic posture, while middle and big sized forms generally run away, but may attack on the pursuer if they are reached. Some of the biggest species form a line of defense line against predators, keeping calves behind them.

The family **Cervidae** is characterized by males having forked or ramified bony structures, termed antlers, which are usually shed annually under hormonal control. Only one species, *Hydropotes inermis*, lack these cranial appendages. In



Rangifer only females display antlers. Unlike bovid os cornu, antlers grow directly from the osteogenetic tissues of the frontal bones (apophyseal origin). Antler morphology is extremely important to taxonomic classification, since it has traditionally been used as the most important criteria to determine fossil deer.

Upper canines in deer are either vestigial or absent. Males of a few species possess enlarged, tusk-like upper canines (*Hydropotes*, *Muntiacus*, *Elaphodus*). Cervids present the metatarsal sulcus distally closed, a diagnostic characteristic particularly used for phylogenetic classifications. Lateral metapodials are partially preserved in two patterns: one conserving only the proximal part (plesiometacondylar condition) and the other one only conserving the distal end (telemetacondylar condition). Three extant subfamilies are commonly accepted: Muntiacinae, which groups the primitive Asian tropical cervids, Cervinae, which includes most of the Euroasiatic deer, and Capreolinae, which includes mainly American cervids (Azanza, 2000). Among them, Muntiacinae and Cervinae are considered closely related since both are plesiometacondylarians, while Capreolinae are telemetacondylarians forms.

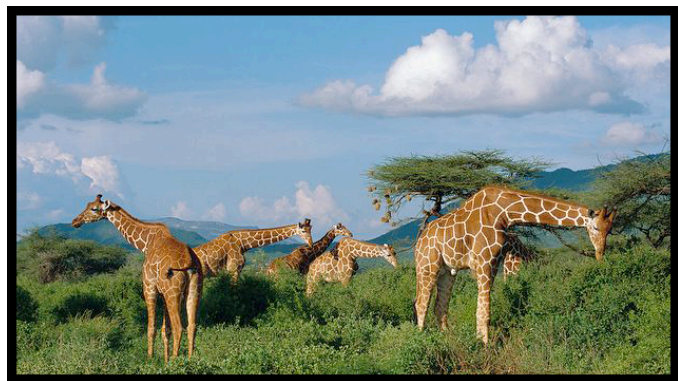
Deer are mainly thought to live restricted in closed forested habitats or swamps. Some of them have expanded into a wide variety of niches, occupying open or mountainous environments. Wild cervid populations can be found in every continent (except Antarctica and Australia), and it seems they settled as the dominant group over bovids, which arrived later.

Members of the family **Moschidae** are also usually called musk deer, due to adult males possessing a gland in their abdomen. This secretes a brown waxy substance called musk, which was very appreciated by the



cosmetic industry. Moschids, like cervids and *Antilocapra*, have the metatarsal sulcus distally closed. This character has long been used to include them within the family Cervidae (Simpson, 1945; Viret, 1961). Recently, Sanchez et al. (2010a) revised this character proposing that the state in moschids is not homologous to that in cervids. Morphological and molecular studies have recently suggested that this family may be more closely related to Bovidae than to Cervidae (Hassanin & Douzery, 2003; Sanchez et al., 2010a). At present Moschidae has an exclusive Asiatic distribution, and only one extant genus, *Moschus*, with a variable number of species depending on taxonomic methods. This family never has antlers or horns and shows, like some cervids and tragulids, tusk-like upper canines. The preferred habitats of the musk deer are forested areas, where their well developed lateral digits could help them move easily through the dense undergrowth, although this issue is still under discussion. Their body shape of curved backs and hindlimbs that are nearly one-third longer than the forelimbs therefore raising the rear quarters above the shoulders, would also help to move in these environments and provides an excellent adaptation for leaping.

The Family **Giraffidae** has only two extant and very different subfamilies, each with only one member: the giraffe (subfamily Giraffinae), a



savannah dweller, and the forest-living okapi (subfamily Paleotraginae). Both are native to Africa, but giraffids were widespread and diverse in Eurasia and Africa from the middle Miocene to the Pleistocene. Extant species are specialized browsers and possesses a pair of small skin-covered bony frontal appendages. These are termed ossicones and are present in both sexes of giraffes but only in the males of okapi. Nevertheless, the fossil record shows a greater diversity in their number and morphology than in extant forms. Ossicones of modern giraffids are unbranched and never shed. As the os cornu, they are epiphyseal structures that fused later in the ontogeny with the frontal bones.

Giraffe is traditionally considered to have only one species, but new and advanced molecular studies recognize up to 8 different species (Groves & Grubb, 2011). Giraffes are the tallest living mammal, with extremely long necks and legs and sloping backs, which gives them a clumsy gait.

Okapi is restricted to central African equatorial forests, and closely resemble *Paleotragus* (Huffman, 2005), an early Miocene giraffid (Solounias, 2007). Quite smaller than giraffe, okapis present a similar profile, that is, tall shoulders and sloping hindquarters. Since their legs are much shorter, they can easily gallop. Okapi show a unique character among ruminants, a scapula which lacks acromion. This character is also present in perissodactyls.

The family **Antilocapridae** is represented by only one extant genus and species, the pronghorn antelope or *Antilocapra americana*. Endemic to



North America, the whole fossil record of this family is confined to the Nearctic, although pronghorns show many behavioral convergences with

the African bovid genus *Gazella* (Eisenberg, 1981). *Paracosoryx* (Merycodontinae) is the oldest representative of this family, in the early Miocene (Janis & Manning, 1998). During the Pleistocene this group was much larger, with around thirteen now extinct genera and at least four species in central Mexico (Huffman, 2005).

Males have pronghorns that are formed, as in cervids, from the frontal bones of the skull but are covered, as in bovids, by a keratinous sheath. However these pronghorns are branched and shed annually. In females, they are either small, misshapen, or absent. Traditionally, Antilocaprids have been placed with the bovids on the basis of convergently derived dental and horn developmental characters (Matthew, 1904; O’Gara, 1978). In the last decades, some new approaches placed them closer to cervids, based on skeletal morphology (Janis, 1988b; Janis & Manning, 1998). However, recent molecular evidences suggest that this family could be related to the gifaffids, near the base of the pecoran ruminant radiation (Hassanin & Douzery, 2003; Hernández Fernández & Vrba, 2005). This relationship could imply that the evolution of keratinous horns in Antilocapridae is not a simple parallelism with the evolution of horns in Bovidae, but a true convergence. The modern pronghorn is one of the faster terrestrial mammals, and the fastest among ungulates.

1.4. OBJECTIVES

Ecomorphology analyzes functional morphology of organisms relating anatomical adaptations to features such as habitat and locomotion. The basis for the paleocological inferences in fossil taxa rely on the extant species, with anatomy, environments and modes of locomotion are known.

Living ruminants, as shown, present an extraordinarily morphological, ecological and ethological diversity, with a broad range of habitats, locomotor types, diets, sizes, morphologies and antipredator behaviors. This group has been previously shown to be a useful ecological indicator. A wide number of paleoecomorphological studies based on ruminants focus on African bovids, above all its importance to determine the environments occupied by the first hominids. However, few have been published on Euroasiatic faunas. The study of the morphology has also been relegated to second place at the expense of biometrics, which has played a basic role. Only a few times postcranial skeleton has been used as source of morphological data to carry out paleoecological inferences. When done, the obtained information has been especially relevant (Gentry, 1970; Kappelman, 1988; Köhler, 1993; DeGusta & Vrba, 2005b, Curran, 2012). The results of these works are very interesting but, unfortunately, the ecomorphological information provided is scarce and generally not very enlightening, since many of the taken characters are not significant, and the environmental spectrum is very limited.

The present work attempts to address some of these subjects in depth, with the aim of enhancing and clarifying our knowledge about extant and extinct ruminant ecomorphology. The key aspects of our study can be listed as follows:

1. examining the extant ruminant locomotion and establishing a classification based on clear and easily recognizable categories,
2. studying the extant ruminant habitats and developing an environmental classification on the basis of the different substrates, vegetal cover and biomes in which the organisms live,

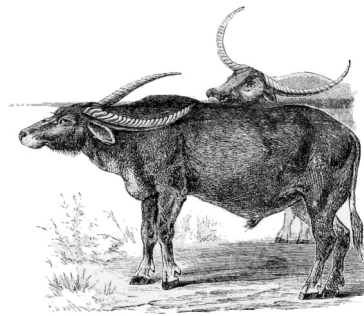
3. analyzing the existing relationships among different ecological/ethological characters such as habitat, locomotion and body size, with phylogeny,
4. determining a series of well-defined morphological characters of the ruminant autopod,
5. reviewing and analyzing in depth some morphological traits previously defined and their relationships with the environment or phylogeny,
6. relating the autopod morphology to the ecological/ethological considered characters, with the aim to establish dependency relationships that allow us to create models for its use as ecological indicators, as well as exploring its potential biomechanical meaning,
7. determining ecological factors such as locomotion or habitat, from the anatomical adaptations of some fossil villafranchian ruminants (Plio-Pleistocene, MN16-MNQ18),
8. checking whether the bioclimatic conditions from a specific region can be inferred from the locomotor spectrum of its current ruminant community,
9. inferring the dominant bioclimatic conditions (from a regional level) that existed during the Plio-Pleistocene in the studied areas, depending exclusively on their fossil ruminant communities,
10. inferring the predominant paleoenvironment (from a local level) prevailing in the examined fossil sites, comparing our results with previous environmental interpretations.

Some of these issues, such as the definition of well-defined locomotor and environmental categories, are exceptionally relevant. Therefore, the establishment of a locomotor classification is something absolutely necessary in the study of any ecomorphological relation. In this work we have, for the first time, applied this classification to modern and extinct faunas. On the other hand, as has been shown before, numerous studies have attempted to explain the relationships between morphology

and habitat, but the environmental classifications to date suffer from an extreme reductionism. Furthermore, different categories have usually been mixed without paying attention to their different nature. This may have lead into failure to interpret the resulting relations. Finally, the definition of a series of discriminant morphological characters is essential classification in any ecomorphological analysis. The characters defined here have been thought to be clearly recognizable in every species and to have a potential biomechanical meaning.

This work was initially set out as an ecomorphological study that covers the complete postcranial ruminant skeleton (except the vertebrae and ribs). Therefore, morphological and morphometrical data of every bone were collected. However, the enormous volume of data that was generated made this task unapproachable for one study like this. Consequently, we determined to analyze only autopod bones, considered by some authors as the best environmental indicator, since it is the anatomical unit being in direct contact with the ground (Leinders, 1979; Scott, 1985). However, as it is shown in chapter 5, the information collected from other bones beside the autopod ones, can be very useful when comparing the ecology of some fossil species with former studies.

2. MATERIAL & MÉTODOS



MATERIAL

El material empleado en esta tesis doctoral es extenso. Por una parte se requiere comparar datos morfológicos con datos sobre la autoecología de las especies de rumiantes consideradas. Dado que el estudio morfológico del autopodio de todas las especies actuales supone un ingente trabajo, inabordable en el marco de una tesis doctoral, se elaboraron dos bases de datos:

I) base de datos ecológicos de todas las especies actuales;

II) base de datos morfológica de un grupo seleccionado de especies que comprendiera la diversidad actual de modos de locomoción, hábitat, distribución geográfica y diversidad filogenética.

Dado que esta segunda base de datos (análisis de la morfología y descripción y discusión de los caracteres ecomorfológicos) constituye el grueso de este trabajo y una de las aportaciones más importantes de esta tesis, se ha optado por incorporarla al capítulo 4 (“Análisis ecomorfológico del autopodio en rumiantes”).

2.1. ESPECIES ESTUDIADAS

En primer lugar se han analizado las especies actuales, con las que se han creado los modelos ecomorfológicos que posteriormente han sido aplicados a las especies fósiles.

2.1.1. Muestra actual

Para la creación de la base de datos autoecológicos se han considerado 197 especies de rumiantes actuales o recientemente extinguidas. La relación de especies puede verse en el Anexo 1. Como hemos visto en el capítulo 1, la clasificación taxonómica empleada en este trabajo sigue la establecida por Grubb (1993), con algunas modificaciones de Groves et al. (1995) y Grubb (2000, 2001).

Para el estudio de la morfología se consideró un número más reducido de especies, 42 actuales en total. En el Anexo 2 se puede ver una relación de estos taxones así como la colección en la cuál han sido estudiados.

La elección de las especies actuales cuya morfología ha sido estudiada ha seguido un criterio basado en: I) disponibilidad en las colecciones; II) familias; III) subfamilias; IV) interés ecológico y filogenético y V) número disponible de individuos adultos salvajes por especie y sexo. De este modo, dentro de las posibilidades dadas por los criterios anteriores y por las exigencias de la investigación *per se*, se ha tratado de tomar representantes de todas las familias y subfamilias, con espectros geográficos y ecológicos amplios y heterogéneos, capaces de recoger la mayor diversidad natural. Dentro del grupo resultante están representadas todas las familias y subfamilias, correspondiendo la muestra a 22 especies de bóvidos, 13 de cérvidos, 3 de tragúlidos, 1 de mósquido, las dos especies actuales de jiráfidos y la única de antilocáprido que se mantiene hasta nuestros días.

La muestra de especies actuales estudiada está depositada en las colecciones del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN, Madrid, España), la Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA, Almería, España), el American Museum of Natural History (AMNH, Nueva York, EEUU), el National Museum of Natural History (NMNH, Washington D.C., EEUU), y el Musée des Confluences, (conocido anteriormente como Musée d'Histoire Naturelle de Lyon, MNHL, Lyon, Francia).

Se estudiaron preferentemente individuos adultos capturados en libertad de ambos sexos, excluyendo a los especímenes de zoológico en la medida de lo posible. En el caso de la colección de la EEZA todos los individuos analizados pertenecen a poblaciones no salvajes, dado que este centro dirige el “Parque de Rescate de Fauna Sahariana”, un centro de investigación donde se llevan a cabo programas de cría en cautividad desde 1971. La introducción de individuos de otras poblaciones cesó pocos años después, con lo que la endogamia en estas poblaciones es considerable, y algunos huesos presentan patologías importantes. Estos

elementos no han sido incluidos en el estudio. Los individuos subadultos han sido también evitados en la medida de lo posible, y sólo se han medido y estudiado aquellos cuyas epífisis están completamente fusionadas en las raras ocasiones en que estos individuos han sido utilizados.

2.1.2. Muestra fósil

Para la aplicación del análisis ecomorfológico en especies extintas se estudió el material procedente de 9 especies fósiles procedentes de 3 yacimientos del Plio-Pleistoceno del oeste europeo: Villarroya (MN16) y La Puebla de Valverde (MN17) en España, y Saint-Vallier (MN17) en Francia. Se trata de yacimientos con un registro fósil de rumiantes importante, un material postcraneal muy abundante, y en general un buen estado de conservación. No obstante, en alguna ocasión ha sido necesario recurrir al estudio de material de otro yacimiento francés, Senèze (localidad de referencia para la MNQ18, Villafrankense superior), debido a la escasez de fósiles de alguna especie en concreto.

Las familias representadas en estas localidades se restringen a Bovidae y Cervidae, las más abundantes en los yacimientos de ese periodo en Europa. Para ello se han consultado las colecciones de paleontología del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN, Madrid, España), del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza – Gobierno de Aragón (MPZ, Zaragoza, España), del Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris, Francia), del Musée des Confluences (MNHL, Lyon, Francia) y del Naturhistorisches Museum Basel (NHMB, Basilea, Suiza). Se han estudiado todos aquellos elementos encontrados en dichas colecciones que son claramente atribuibles a las especies a las cuales están asignadas, y que presentan un buen estado de conservación para la toma de datos. La muestra comprende 5 especies de bóvidos (géneros *Gazellospira*, *Gazella*, *Leptobos*, *Gallogoral* y *Hesperidoceras*) y 3 ciervos (géneros *Eucladoceros*, *Metacervoceros* y *Croizetoceros*), así como un ciervo indeterminado (*Arvernoceros ardei/Cervus perrieri*) perteneciente a la localidad de

Villarroya. Las especies fósiles, sus respectivos yacimientos y las colecciones en las cuales han sido estudiadas se recogen en el Anexo 2.

Como primera aproximación, y para valorar la efectividad del método, hemos optado por el análisis de una fauna bastante moderna, en la que incluso uno de los géneros (*Gazella*) se mantiene hasta la actualidad. Cuanto más nos alejemos en el tiempo mayores serán las diferencias morfológicas respecto a las formas actuales, y mayor la dificultad para utilizar el actualismo como herramienta metodológica válida de trabajo. La elección de estos yacimientos se debe por tanto a factores tanto de proximidad temporal como espacial, lo que facilita en gran medida el estudio.

2.2. HUESOS ANALIZADOS

Para la realización de este trabajo se han estudiado un total de 5295 huesos (actuales y fósiles) entre los 14 elementos que componen el autopodio de los rumiantes (tablas 4.4 a 4.15, capítulo 4). La distribución en cuanto a número de huesos analizados por elemento es la siguiente: escafoides (348), semilunar (342), piramidal (168), pisiforme (334), magnotrapezoide (350), unciforme (348), astrágalo (268), calcáneo (448), cubonavicular (399), metacarpo (534), metatarso (507), 1ª falange (1878), 2ª falange (1165) y 3ª falange (768). El número de huesos estudiado para cada especie se muestra en el anexo 3, en el que se definen los estadios de carácter para las variables morfológicas.

2.3. TIPOLOGÍA AUTOECOLÓGICA

Entre los aspectos más importantes que condicionan el modo de vida y la selección de hábitat por los ungulados terrestres se encuentran la locomoción, la talla corporal, el clima, la vegetación, la dieta o el sustrato. Para codificar estos aspectos en cada una de las especies actuales y utilizarlos como variables cualitativas en el tratamiento estadístico de los datos, se han establecido diversas clasificaciones.

Entre los ungulados, las clasificaciones locomotrices que se han seguido en trabajos previos han tenido un carácter muy dispar y prácticamente se puede contar una por autor. La clasificación locomotriz utilizada en este trabajo ha sido creada específicamente para resolver las cuestiones ecomorfológicas que nos planteamos.

Se ha trabajado asimismo con una clasificación basada en la talla corporal, dado que condiciona numerosos aspectos locomotores y cinemáticos, así como una clasificación basada en el concepto de “grupo funcional”, propuesta por Hernández Fernández et al. (2009).

En cuanto a la categorización de ambientes, se han creado para este trabajo dos clasificaciones que siguen los mismos criterios que la anterior, una en función del sustrato sobre el que se desplazan los animales y otra basada en la cobertura vegetal dominante, que va a limitar el desplazamiento de los mismos. Se ha trabajado asimismo con dos clasificaciones bioclimáticas que proporcionan información sobre las especies a nivel regional, lo cual resulta muy interesante para los estudios de comunidades. Es importante señalar que en ocasiones la asignación de las especies a cada una de las categorías anteriores es bastante compleja. Debido a la presencia ecotonal característica de muchos organismos, al uso de diferentes ambientes en función del sexo, del periodo estacional, e incluso de las distintas partes del día, no debemos restringir esta categorización, y consideramos que la inclusión en una u otra no puede ser excluyente con las demás. De otro modo, crearíamos un modelo demasiado simplificado de la realidad ecológica de las faunas estudiadas. Por desgracia, este es un hecho frecuente en los análisis ecomorfológicos y creemos necesario evitarlo, aunque ello conlleve inevitablemente mayor complejidad a la hora de analizar e interpretar los resultados. Se han tratado de descartar los ambientes ocupados por especies introducidas por el hombre, así como su asignación a aquellos que, aunque pueden aparecer puntualmente en la bibliografía, son raramente ocupados por estas.

Finalmente, se ha considerado la clasificación taxonómica (a nivel de familia y subfamilia) de las especies, codificando estas igualmente como variables cualitativas, con objeto de cotejar la influencia filogenética en estos aspectos autoecológicos y en los caracteres morfológicos considerados en el capítulo 4.

Cada una de las clasificaciones anteriormente expuestas constan de una serie de variables de doble estado presencia-ausencia, seleccionadas por su importancia potencial a la hora de discriminar entre distintas categorías. El valor de una especie para una categoría es “0” cuando no presenta esa característica y “1” cuando sí lo hace. La asignación de cada especie a cada una de las categorías anteriores se ha realizado a partir de una extensa y exhaustiva búsqueda bibliográfica, observaciones personales *in situ* y a través de numerosos documentales y vídeos (www.arkive.org). Para aquellas pocas especies sobre las que no se han encontrado datos de locomoción se ha realizado una estimación a partir de sus parientes más cercanos.

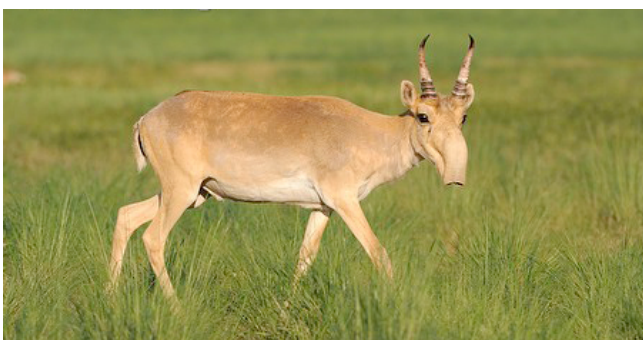
2.3.1. Tipos de locomoción

Las variables de locomoción tenidas en cuenta en este trabajo se basan, con modificaciones, en categorizaciones previas hechas por Smith & Savage (1956), Dagg (1973), Gambaryan (1974), Estes (1991) y Whitehead (1993), entre otros. Se han tenido en cuenta tanto tipos de desplazamiento típicamente considerados como tal, como movimientos o comportamientos que pueden ser mostrados además bajo condiciones de estrés (Pitcher, 1979; Estes, 1991; Caro, 2007). Smith & Savage (1956) afirman que para un animal de una talla corporal dada, que se mueva a una velocidad dada, hay un paso óptimo que minimiza el trabajo total hecho. Puesto que el ahorro de energía es uno de los principales condicionantes de la locomoción animal, se asume que aquel paso que minimice el coste energético en cada momento sin poner en riesgo la seguridad del individuo, será el diagnóstico para la especie en situaciones de peligro potencial.

Dentro de todos los estilos de locomoción encontrados en la literatura, y observados entre los rumiantes, se ha optado por reconocer los considerados a continuación por estimarlos suficientemente diferenciables entre sí. Todos ellos constituyen una respuesta frente a amenazas por parte de los depredadores y un método efectivo de huida, y es por ello por lo que resultan interesantes para el análisis que nos ocupa. Es probable que gran parte de las especies estudiadas puedan mostrar un amplio espectro de tipos de locomoción, pero habitualmente cada una emplea un número restringido de ellos para cubrir distancias rápidamente.

Los diferentes pasos o tipos de locomoción pueden ser considerados como distintos métodos para solucionar los problemas mecánicos derivados de la necesidad de vencer la fuerza de la gravedad en los saltos, y de la inercia en el movimiento de las patas (Smith & Savage, 1956). Bajo estas premisas se han discriminado las siguientes categorías, de las cuales las dos primeras (*paso* y *trote*) no se han tenido en cuenta en los análisis por ser común a todas las especies estudiadas. La tabla 2.1 muestra un resumen en inglés de los diferentes tipos de locomociones empleadas y sus características más importantes.

El ***paso*** (*walk*, como tipo de desplazamiento *per se*) es el tipo de desplazamiento más lento, en el cual dos, tres o las cuatro patas soportan el peso del cuerpo en un momento dado (Fig. 8). Se trata de un paso simétrico, donde las patas izquierdas repiten los movimientos de las



derechas media zancada después (Dagg, 1973). No se ha tomado en consideración para

Fig. 8. Paso.

Fia. 8. Walk.

nuestros análisis al ser la forma habitual de caminar en condiciones normales en la mayoría de los mamíferos cuadrúpedos.

El **trote** (*trot*) es un paso simétrico de velocidad intermedia. Se caracteriza por el hecho de que las patas se apoyan en el suelo de dos en dos, por lo que la fase aérea no existe o es muy breve (Smith & Savage, 1956), y la espalda se mantiene en una línea prácticamente horizontal con el suelo (Whitehead, 1993). Puede tratarse de un trote cruzado, donde la pata posterior de un lado se mueve sincrónicamente con la pata anterior del lado contrario, o de un trote paralelo, es decir, las patas de un mismo lado se mueven a la vez (Estes, 1991) (Fig. 9). Este tipo de desplazamiento es el más rápido que puede ser utilizado por mamíferos muy pesados (Smith & Savage, 1956; Dagg, 1973) y constituye también un modo de desplazamiento muy utilizado por los rumiantes. Dagg y de Vos (1968b) afirman, de hecho, que algunas especies grandes como el caribú (*Rangifer tarandus*), el eland (*Taurotragus oryx*), o el alce (*Alces alces*), prefieren trotar en lugar de galopar. En cualquier caso, esta categoría ha sido igualmente descartada como variable locomotriz ya que se trata del modo



de desplazamiento rápido menos efectivo, y sólo tendría importancia en este trabajo como inicio de movimiento previo a otros métodos más rápidos.

Fig. 9. Trote.

Fig. 9. Trot.

- **Galope** (*gallop*) – Denominación aplicada al galope común en ungulados (*horse gallop*). Se caracteriza por presentar una fase de suspensión aérea más larga que en el trote y porque el animal se apoya alternativamente sobre una y dos patas, con los miembros derechos e izquierdos ejerciendo diferentes movimientos en cada zancada (Dagg,

1973) (Fig. 10). Se trata de un paso más rápido que el salto y en el que, a diferencia de éste, las cuatro patas participan en el movimiento hacia delante (Whitehead, 1993). Según Alexander et al. (1985), el galope es el modo de desplazamiento más eficiente, además del más rápido en mamíferos cuadrúpedos (Howell, 1944; Muybridge, 1957; Dagg (1973); Gambaryan, 1974; Hildebrand, 1985; Schmitt et al. 2006), aunque la velocidad máxima alcanzada por cada especie parece depender de la naturaleza del peligro (Sorkin, 2008). Los movimientos sagitales de la espina dorsal durante el galope incrementan la velocidad de retracción de las patas traseras y la longitud de la zancada. De ese modo, la velocidad del individuo se ve también incrementada a través de la integración de una fase aérea larga y fases de oscilación y contacto (fase en la que el pie no se despega del suelo y actúa como pivote). Además, las oscilaciones sagitales del eje del cuerpo conducen a la ventilación de los pulmones en los mamíferos durante la carrera, el llamado *visceral piston model* (Bramble & Carrier, 1983; Bramble, 1989; 1999), lo que favorece una correcta oxigenación durante la carrera. Finalmente, se puede apuntar que se considera un tipo de locomoción típico de grandes mamíferos y no se puede dar entre los reptiles, al mover estos las patas posteriores alternativamente (Smith & Savage, 1956), aunque Dagg (1973) reivindica esta capacidad en algunos cocodrilos menores de 2 metros de longitud, lo



que coincide con nuestras observaciones personales.

Fig. 10. Galope.

Fig. 10. Gallop.

- **Zigzag** (*zigzagging* or *dodging*) – Se denomina zigzag al modo de desplazamiento en el cual el individuo cambia repentinamente la dirección del movimiento con giros de aproximadamente 90° (Caro et al., 2004) (Fig. 11) Esto permite interponer distancia rápidamente entre la presa y su

perseguidor ya que si la presa, más lenta, espera hasta el último instante posible antes de realizar una maniobra, puede evitar ser capturada. Estes (1991) considera que es un tipo de locomoción típico de bóvidos con una estructura corporal tipo “*duiker*” (Cephalophinae), es decir, con miembros cortos y/o robustos y patas traseras más desarrolladas que las delanteras, aunque también está presente en otras familias de rumiantes como cérvidos o mósquidos. Esta configuración corporal otorga una alta maniobrabilidad a través de la densa vegetación, aunque para Dagg (1973) no está relacionada significativamente con el tipo de paso



mostrado. Es uno de los tipos de locomoción que menos atención ha recibido.

Fig. 11. Zigzag.

Fig. 11. Zigzagging.

- ***Galope a saltos* (bounding gallop)** – Se trata de uno de los modos de locomoción más rápidos, caracterizado por la intercalación de numerosos saltos bajos en los que los miembros anteriores y posteriores se mueven a pares (Dagg, 1973; Estes, 1991) y en el cual la fase aérea comprende una parte relativamente larga de la secuencia (Smith & Savage, 1956) (Fig. 12). Se trata de un modo de desplazamiento consecuencia de una flexión vertebral extrema (Hildebrand, 1974), durante el cual el centro de gravedad rebota y la trayectoria resultante consiste en una serie de ciclos de marcada convexidad (Gregory, 1912). Smith & Savage (1956), quienes consideran que este estilo de carrera es aplicable únicamente a pequeños mamíferos, apuntan que se requiere relativamente poca energía para conseguir la aceleración de los miembros y mucha para elevar continuamente el centro de gravedad. Coombs (1978), por su parte, afirma que una desventaja de la flexión vertebral, o del estilo de carrera a saltos,

es que la masa total del cuerpo, no sólo la de las extremidades como en el caso del galope, tiene que ser constantemente flexionada por esfuerzos musculares, lo que produce una alta tasa de consumo de oxígeno provocando un rápido agotamiento. Por consiguiente, la flexión vertebral extrema está en gran parte confinada a pequeños velocistas y no es esperable en corredores de resistencia de gran tamaño (Gregory, 1912; Hildebrand, 1974).



Fig. 12. Galope a saltos.

Fig. 12. *Bounding gallop.*

- ***Stotting* (*pronking/spronking*)** – Esta categoría incluye una variedad de saltos que en muchas ocasiones son difícilmente separables. El *stotting* consiste en un salto con una componente vertical importante y una componente horizontal muy variable. Durante el mismo los animales permanecen en el aire con las patas verticales muy rígidas y la espalda arqueada (Fig. 13), aterrizando con las cuatro patas a la vez. Tras el salto, los animales pueden correr una distancia corta antes de volver a saltar o pueden desplazarse rebotando a base de saltos (Pitcher, 1979), lo que también les permite efectivos cambios de dirección. Aunque en general este tipo de movimientos son usados también como medio de comunicación intraespecífica frente a peligros, o como un método que mejora sustancialmente la vista del entorno, su valor como modo de desplazamiento es indiscutible. Debido a las dificultades encontradas en la literatura para separar los distintos tipos de saltos, se ha incluido también dentro de esta categoría un tipo de trote denominado *style-trot* por Estes (1991) o *prance* por Geist (1998) y Caro *et al.* (2004), en el que una serie

de saltos pronunciados son intercalados durante el trote y que la mayoría de los autores consideran indistinguible del *stotting sensu stricto*. El *high-jumping*, definido por Estes (1991), constituye otro tipo especial de salto que presenta una componente vertical mucho mayor que el *stotting* y a diferencia de éste, la espalda no está arqueada y las patas, aunque rígidas, no están completamente estiradas (Fig. 13). Se ha optado por incluirlo dentro de esta categoría ya que sigue el mismo patrón general de saltos y es característico de un número reducido de especies entre los rumiantes.



Fig. 13. Izquierda *stotting*, derecha *high jumping*

Fig. 13. Left *stotting*, right *high jumping*.

- **Escalada (Climbing)** – Se trata del desplazamiento en la huida de aquellas especies que presentan la habilidad de saltar, no sólo por encima de los obstáculos, sino también sobre ellos, lo que significa que pueden aterrizar y mantener el equilibrio sobre superficies irregulares (Leinders, 1979). Para ello están adaptadas a realizar potentes saltos, a sufrir considerables fluctuaciones verticales del centro de gravedad y a almacenar y absorber gran cantidad de energía elástica (Leinders, 1979; Lee & Biewener, 2011). Las especies adaptadas a este tipo de locomoción suelen poseer además baja resistencia y velocidad de carrera. La escalada puede ser considerada también como la habilidad de trepar a los árboles cuando se incluyen otros órdenes, como primates o carnívoros, sin embargo este hecho es excepcional entre los rumiantes, por lo que aquí se considera únicamente como la destreza de moverse fácilmente por

terrenos escarpados (Fig. 14). Supone, junto con la carrera en zigzag uno de los tipos de locomoción menos estudiados y considerados.



Fig. 14. Escalada.

Fig. 14. Climbing.

Locomotion	Description of the movement
<i>Gallop</i>	All the limbs are involved in moving forward.
<i>Zigzagging</i>	Erratic movements with sudden and numerous changes in the direction of the flight.
<i>Bounding gallop</i>	Movement characterized by low and repetitive bounds where both fore- and hindlegs move in pairs.
<i>Stotting</i>	Long bounds displayed in the air, often with back arched and all four legs fully extended and holding vertically below his body, and landing with back flexed and hindlegs ahead of the forelegs.
<i>Climbing</i>	One or several consecutive jumps, with an important vertical component, that can be successfully executed in uneven or steep terrain.

Table 2.1. Different kind of movements and their definition

2.3.2. Clasificaciones ambientales

Establecer una correcta categorización ambiental es una labor muy complicada ya que se deben tener en cuenta numerosos factores como temperatura, vegetación, sustrato o precipitaciones, entre otros. DeGusta & Vrba (2005a) apuntan que todos los métodos ecomorfológicos deben emplear un esquema de agrupación de hábitats en el cual, el rango continuo de ambientes posibles, esté dividido en un conjunto arbitrario de categorías finitas. Tradicionalmente, el tratamiento que han recibido los hábitats ocupados por los rumiantes en los trabajos ecomorfológicos ha sido bastante restringido, y ha estado basado, casi exclusivamente, en la comunidad vegetal. Así, autores como Kappelman (1988, 1991), Plummer & Bishop (1994) y Scott et al. (1999) han diferenciado entre ambientes abiertos, cerrados o intermedios. Kappelman et al. (1997) y DeGusta & Vrba (2003, 2005a, 2005b) utilizan un espectro ligeramente mayor, discriminando entre ambientes abiertos, ligeramente cubiertos, abundantemente cubiertos y forestales. Reed (1998) emplea un marco más específico, incluyendo categorías como zonas arbustivas o sabanas. Otros autores han utilizado en sus clasificaciones variables que implican factores climáticos, geológicos o geomorfológicos, tales como zonas áridas o próximas al agua, llanuras cubiertas de nieve, colinas o áreas montañosas (Dagg, 1973; Estes, 1991; Köhler, 1993; Mendoza & Palmqvist, 2006; Kovarovic & Andrews, 2007; Mendoza & Palmqvist, 2006a), mezclando categorías de distinta naturaleza que pueden solaparse. Puesto que, como se puede observar, la categorización de los distintos ambientes es un tanto complicada, en este trabajo hemos intentado hacer no una, sino varias particiones del medio, de modo que se vea cubierto todo el espectro ecológico manifestado por los organismos. Por ello se ha optado por hacer una separación clara entre dos grupos de variables ambientales, estando el primero basado en criterios fundamentalmente relativos a la naturaleza del sustrato y el segundo exclusivamente en base a la vegetación. Se ha trabajado además con una clasificación bioclimática, basada en Walter (1970), y con una clasificación

ambiental basada en agrupaciones de las categorías de ésta última.

Con este método, usamos un esquema de agrupamiento de hábitats que mejora notablemente la partición de los rangos de los posibles hábitats ocupados por los rumiantes respecto a trabajos anteriores.

Las variables ambientales usadas en el presente trabajo han sido seleccionadas teniendo en cuenta que una categorización lo más detallada posible proporcionará una información más útil en cuanto a las preferencias de hábitat de cada especie.

Las clasificaciones ambientales se basan principalmente en los trabajos de Margalef, (1962, 1974), Simmons (1982), Garms (1985), Rubio (1989), Pedraza (1996), Walter (1997), Ferreras & Hidalgo (1999), Wynn (2000), Zunino & Zullini (2003) y Navés *et al.* (2005). En las tablas 2.2 y 2.3 se muestra un resumen en inglés de la definición de las diferentes categorías ambientales empleadas y algunos ejemplos aclaratorios.

1) Tipos de sustrato

Las variables relativas al sustrato se basan en una clasificación que discrimina el tipo de sustrato (entendido como superficie sobre la cuál se apoya el animal durante su desplazamiento) en función de su dureza, consistencia e irregularidad.

- ***Sustratos nevados*** (*snow covered substrate*) – Zonas donde la acumulación de nieve es importante al menos durante la mitad de año.
- ***Humedales*** (*wetlands*) – Entran dentro de esta categoría las extensiones donde el nivel del agua, ya sea favorecido por las condiciones climáticas, edáficas o topográficas, se mantiene cerca de la superficie durante gran parte del año, siendo determinante para la consistencia del sustrato. Se incluyen marismas, pantanos, turberas, ciénagas, manglares, llanuras de inundación o superficies cubiertas de agua, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas.

- ***Sustratos arenosos (sandy substrate)***– Zonas de acumulación de arena siendo, según sus dimensiones y de menor a mayor, series, campos y mares de dunas. Aunque comúnmente todos éstos reciben el nombre de *ergs* o desiertos de arena, sólo a los últimos corresponde realmente esta denominación (Pedraza, 1996).
- ***Sustratos pedregosos (stony substrate)*** – Terrenos de superficie irregular debido a la abundancia de material detrítico heterométrico en el que abundan los clastos gruesos (Pedraza, 1996). El ejemplo más característico son los *regs* o desiertos pedregosos.
- ***Sustratos montañosos o escarpados (mountainous/rocky substrate)*** – Esta categoría comprende los terrenos cuyas superficies están caracterizadas por presentar relieves de erosión diferencial. En ella se incluyen tanto las montañas, como los *kopjes* (afloramientos rocosos escarpados en las sabanas) y las *hammadas* (desiertos rocosos).
- ***Sustratos forestales (entangled/ dense vegetated substrate)*** – Terrenos que presentan una cobertura vegetal leñosa importante, es decir, con obstáculos vegetales distribuidos irregular y abundantemente por su superficie.
- ***Sustratos limpios o despejados (clear substrate)*** – Esta categoría incluye aquellos suelos duros en los que la vegetación superficial es inexistente o, en caso de presentarla, es predominantemente herbácea, aunque puede incluir árboles más o menos dispersos.

Substrate	Definition	Examples
<i>Snow covered substrate</i>	Zones where snow accumulation is important at least during half the year	Taigas
<i>Wetlands</i>	Any surface permanent or temporally covered by water	Marshes, swamps, quagmires, flood plains, bogs, alpine plains or Andean paramos
<i>Sandy substrate</i>	Areas of sand deposits	Sandy deserts (<i>ergs</i>)
<i>Stony substrate</i>	Terrains of uneven surface with abundant detritic material (gravel size)	Stony deserts (<i>regs</i>)
<i>Mountainous / rocky substrate</i>	Areas characterized by surfaces with differential erosion reliefs	Mountains, kopjes or rocky deserts (<i>hammadas</i>)
<i>Entangled / dense vegetated substrate</i>	Terrains with an important woody cover over its surface	Chaparrals, shrubby tundras, shrubby steppes, heathlands or shrubby alpine plains
<i>Clear substrate</i>	Zones with a hard soil with no vegetal cover or, when present, predominantly herbaceous	Savannah, grassy tundras, grassy steppes

Table 2.2. Environmental classification based on substrate.

II) Tipos de cobertura vegetal

La cobertura vegetal se ha clasificado en función del tipo, abundancia y altura de la vegetación, dependiendo de si ésta es predominantemente herbácea, arbustiva o arbórea.

- **Bosque denso** (*heavy cover forest*) – Se trata de bosques con un sotobosque bien desarrollado. Son zonas con una elevada densidad de árboles donde el dosel arbóreo se encuentra poco tupido, permitiendo el paso de luz al piso inferior, lo que posibilita un mayor desarrollo de las formas vegetales de menor tamaño. Entran dentro de esta categoría los bosques de niebla, laurisilvas, bosques mixtos, bosques mediterráneos y bosques de galería, así como también los márgenes de las pluvisilvas y de bosques atlánticos caducifolios, zonas donde disminuye notablemente la densidad del dosel arbóreo.
- **Bosque claro** (*light cover forest*) – Denominamos así al tipo de bosques que presentan un sotobosque pobre o nulo, por lo que presentan una

aparición “hueca” desde el interior. Esto puede corresponder a factores tales como la escasa cantidad de luz que penetra hasta el piso inferior debido al denso dosel superior de hojas, lo que hace que el crecimiento vegetal en él se vea suprimido o mermado. El clima también es un factor determinante en el desarrollo del sotobosque ya que las bajas temperaturas no favorecen su crecimiento, así como la alteración de las condiciones físico-químicas que producen los propios árboles en el medio en el que crecen, como por ejemplo la acidificación del suelo producida por las coníferas. Algunos ejemplos de este tipo de bosques son las pluvisilvas, los bosques atlánticos caducifolios, la taiga, los bosques tropicales/subtropicales, caducifolios/semicaducifolios y los bosques de coníferas.

- **Llanura arbolada** (*open woodland*)– Se trata de llanuras con un estrato herbáceo importante y árboles o arbustos arbóreos regularmente distribuidos, pero siempre de forma escasa y dispersa. Los máximos representantes de esta categoría son las sabanas arboladas y las dehesas que, aunque creadas artificialmente por el hombre, suponen un ejemplo muy intuitivo de este tipo de paisaje.

- **Matorral** (*shrubland/bushland*)– Son zonas en las que el tipo vegetal dominante es el matorral. Son característicos de zonas mediterráneas (chaparral, maquia y garriga), tundra arbustiva, sabana con matorrales, estepa arbustiva, llanura alpina arbustiva o landa (paisaje arbustivo producto de la degradación del bosque caducifolio).

- **Llanura herbácea** (*open plain/ grassland*) – Zonas en las que las hierbas son el principal componente vegetal del suelo, como las sabanas secas, estepas y tundras herbáceas así como llanuras alpinas y páramos andinos. Constituye una vegetación de transición hacia ambientes desérticos.

Vegetal cover	Definition	Examples
<i>Heavy cover forest</i>	Forest with a well-developed understory due to the arboreal canopy is open enough to allow the development of the smaller vegetal forms	Foggy forests, mountain forests, mediterranean forests or gallery forests among others
<i>Light cover forest</i>	Forest with a poor or null understory	Rain forests, deciduous forests or coniferous forests
<i>Open woodland</i>	Areas with an important herbaceous soil and trees or shrub-trees uneven and scantily distributed	Meadows
<i>Shrubland/ Bushland</i>	Zones where brushes or shrubs are predominant over other vegetal forms	Chaparrals, shrubby tundras, shrubby steppes, heathlands or shrubby alpine plains
<i>Open plain/ Grassland</i>	Areas with a majority of grass as the principal vegetal component	Savannah, grassy tundras, grassy steppes, alpine plains or Andean paramos

Table 2.3. Environmental classification based on vegetal cover.

III) Clasificación bioclimática

En 1916 el ecólogo vegetal Frederick Clements acuñó el término bioma para referirse a las comunidades biológicas integradas por plantas y animales que viven bajo condiciones ambientales similares. Desde entonces, este término ha ido variando en su concepto y definición, y se han descrito diferentes clasificaciones que reconocen distintas categorías a nivel mundial (Odum, 1971; Clapham, 1973; Whitaker, 1978; Walter, 1970; Colinvaux, 1993; entre otros). Podemos considerar como definición clásica de bioma “aquellas grandes regiones reconocibles a escala global, que presentan comunidades de plantas y animales cuya distribución está determinada por el clima, y que se clasifican por el tipo de vegetación clímax que presentan”. Sea cual sea su definición, los biomas se denominan con el nombre de la formación vegetal predominante y ésta depende del clima. Son la precipitación y la temperatura de cada zona de la Tierra los dos factores principales que van a determinar el tipo de vegetación.

Para este trabajo se ha seguido la clasificación bioclimática de Walter (1970), (con modificaciones de Hernández Fernández, 2001), basada en la

tipología climática y sus relaciones con los tipos de vegetación predominantes a nivel mundial (Tabla 2.4). Esta tipología ha sido seleccionada por su nomenclatura simple y porque coincide con los biomas tradicionales (Odum, 1971; Lacoste & Salanon, 1973; Lieth, 1975; Strahler & Strahler, 1987), denominados zonobiomas por Walter (1970). A diferencia de este último, que la considera como un zonoecotono, consideramos la categoría II/III como un zonobioma, debido a que por su comunidad faunística única es usado tradicionalmente en paleoecología. Utilizamos los términos bioma y zonobioma como sinónimos, y reconocemos que hay una correspondencia uno a uno entre estos y las zonas climáticas.

Clima		Zonobioma (tipo de vegetación predominante)	
I	Ecuatorial	I	Bosque de lluvia tropical siempreverde
II	Tropical con veranos lluviosos	II	Bosque tropical deciduo
II/III	Transicional tropical-semiárido	II/III	Sabana
III	Subtropical árido	III	Desierto subtropical
IV	Inviernos lluviosos y veranos secos	IV	Matorrales y bosques esclerófilos
V	Templado cálido	V	Bosque templado siempreverde
VI	Templado típico (Nemoral)	VI	Bosque templado deciduo
VII	Templado-Árido	VII	Estepa a desierto frío
VIII	Templado-Frío (Boreal)	VIII	Bosque boreales de coníferas (Taiga)
IX	Ártico	IX	Tundra

Tabla 2.4. Clasificación bioclimática de Walter (1970) modificada por Hernández-Fernández (2001).

Table 2.4. Walter's (1970) bioclimatic classification. Modified by Hernandez-Fernandez (2001).

IV) Clasificación biómica

Se ha recurrido a la agrupación de los distintos biomas mencionados en el apartado anterior como un método de simplificación de las variables bioclimáticas. Dada la posibilidad de que la información proporcionada por los fósiles no sea capaz de discriminar entre los anteriores, puede ser que resulte más fácil la diferenciación entre categorías enfrentadas por grupos mayores agrupados bajo criterios tales como temperatura, aridez y masa forestal (Tabla 2.5).

	<u>Tipo biómico</u>	<u>Bioma</u>
Temperatura	Tropical	I, II, II/III
	Subtropical	III, IV, V
	Templado	VI, VII, VIII, IX
Aridez	Árido	II/III, III, IV, VII
	Húmedo	I, V, VI, VIII, IX
Masa forestal	Forestal	I, II, IV, V, VI, VIII
	No forestal	II/III, III, VII, IX

Tabla 2.5. Agrupación de biomas como método de simplificación de las variables climáticas. Modificado de Walter (1970).

Table 2.5. Biome grouping as a method of simplification of climatic variables. Modified after Walter (1970).

2.3.3. Clasificación de talla corporal

La comparación de los datos cinemáticos de diferentes mamíferos sugiere que aquellos de tallas pequeñas (90-2500 gr.) presentan el mismo patrón general de movimiento de las patas durante la locomoción (Fischer et al., 2002). Los resultados obtenidos por este autor muestran que *Tragulus*, el rumiante más pequeño, apoya la hipótesis de que el patrón cinemático viene limitado por la talla corporal. Se hace necesario por tanto hacer una categorización detallada de las especies en función de un factor que determine el tamaño. Se ha optado por una clasificación de tallas que se basa en un histograma de distribución de masas corporales de todas las especies de rumiantes (tomado con modificaciones de Hernández Fernández et al., 2009) (Tabla 2.6). De este modo se asegura que las especies pertenezcan a categorías discretas, evitando clases basadas en una sola especie o aquellas que no presentan ninguna. Esta subdivisión da como resultado 6 categorías.

Categoría	Masa
A	<10 Kg
B	10-29 Kg
C	30-64 Kg
D	65-89 Kg
E	90-249 Kg
F	≥ 250 Kg

Tabla 2.6. Categorías de tallas. Modificado de Hernández Fernández et al. (2009).

Table. 2.6. Body size categories. Modified after Hernández Fernández et al. (2009).

2.3.4. Grupos funcionales

Los grupos funcionales son agrupaciones de especies que comparten importantes características ecológicas y que juegan un papel equivalente en la comunidad (Cummins, 1974; Smith et al., 1997; Steneck, 2001; Blondel, 2003). Se trata, por tanto, de un modo de clasificar las especies desde un punto de vista ecológico independientemente de sus relaciones filogenéticas. La clasificación que hemos empleado se basa en la agrupación de los rumiantes actuales establecida por Hernández Fernández et al. (2009) (Tabla 2.7). Los 10 grupos considerados han sido asociados en función de variables como locomoción, dieta y talla, y han demostrado previamente tener significación ambiental (Hernández Fernández et al., 2009), aunque esta clasificación es aún preliminar.

Grupo Funcional	Talla corporal	Locomoción	Dieta
1	Pequeño-Medio	Zigzag	Mixto
2	Pequeño-Medio	Galope y/o Stotting	Mixto
3	Grande	Galope y/o Stotting	Mixto
4		Escalada	Mixto
5	Grande	Galope y/o Stotting	Pastador
6	Pequeño-Medio	Galope y/o Stotting	Pastador
7	Pequeño	Galope a saltos y/o Zigzag	Ramoneador
8	Medio	Galope a saltos y/o Zigzag	Ramoneador
9	Medio	SIN Zigzag	Ramoneador
10	Grande	Galope	Ramoneador

Tabla 2.7. Grupos funcionales (Hernández Fernández et al., 2009).

Table 2.7. Functional groups (Hernández Fernández et al., 2009).

TRATAMIENTO DE DATOS



2.4. BASES DE DATOS

La base de datos morfológica realizada para este trabajo se ha desarrollado con la ayuda del programa informático FileMaker Pro 9 Advanced. Se ha creado una ficha para cada especie estudiada donde se recogen, en distintas pestañas, cada uno de los huesos que forman el esqueleto postcraneal (Fig. 15.). Cada ficha muestra datos relativos de la especie como el nombre científico y común, la familia, la subfamilia, el género, la colección en la cuál se ha estudiado, el modo de locomoción y datos ambientales, como tipo de sustrato y de cobertura vegetal. Se muestra también una fotografía de un ejemplar representativo de la especie y un mapa en el cual se indica la distribución geográfica de las poblaciones salvajes. Dentro de cada pestaña se presentan, en diferentes vistas, los caracteres morfológicos considerados, así como un campo para su descripción y posterior codificación, y otro para reflejar las peculiaridades que pueda presentar cada hueso. Se incluye además una fotografía de cada una de las vistas, lo cual hace muy sencillo la comparación en el tamaño y forma de los huesos entre especies de un simple vistazo. En este sentido, hemos apostado por la creación de una base de datos fotográfica extensa y de gran calidad para este y posteriores trabajos, con más de 100.000 imágenes digitales. Para poder tratar estadísticamente los datos, los distintos estadios de cada una de las variables morfológicas fueron codificados como variables numéricas y posteriormente exportados a una base de datos Excel. Por otra parte, debemos señalar que la base de datos que hemos creado incluye variables biométricas de todos los huesos estudiados, aunque no han sido empleadas para este trabajo. Esto nos ha permitido poder establecer comparaciones entre la muestra actual y la fósil, con el fin de conseguir una mejor caracterización de las especies villafranquienses.

Especie: *Aepyceros melampus*

FAMILIA: Bovidae
SUBFAMILIA: Aepycerotinae
GÉNERO: *Aepyceros*

Colección: AMNH

IMPALA

Sustrato

ARENOSOS
 FORESTALES
 LIMPIOS

Vegetación

LLANURA ARBOLADA
 MATORRAL
 LLANURA HERBÁCEA

Locomoción

GALOPE
 ZIGZAG
 GALOPE A SALTOS
 STOTTING

Atlas Axis Escápula Húmero Radio-Ulna Carpales Metacarpo Falanges Pelvis Fémur Rótula Tibia Tarsales Metatarso


RASGOS DIAGNÓSTICOS

Yacimiento ACTUAL

CONJUNTO Escafoides Semilunar Piramidal Magnotrapezoide Unciforme Pisiforme

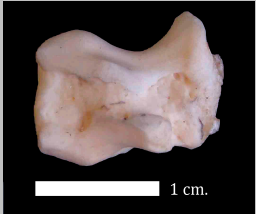
VISTA PROXIMAL

1. Tamaño del proceso lateral posterior distal 1
 2. Desarrollo del proceso lateral anterior proximal 2
 3. Tamaño del proceso medial distal posterior 2
 4. Desarrollo del proceso medial anterior proximal 2



VISTA LATERAL

5. Perfil del borde anterior 1
 6. Perfil del borde posterior 2
 7. Inclinação del perfil posterior 2
 8. Proceso posterior distal 1
 Concavidad de la superficie proximal (NO CODIFICADA)
 Perfil del borde distal (NO CODIFICADA)



Observaciones del escafoides

Fig. 15. Ficha ejemplo de la base de datos creada con el programa Filemaker Pro 9 Advance. Cada ficha pertenece a una especie, la cuál se subdivide en diferentes pestañas, cada una de ellas correspondiente a un hueso, que a su vez se pueden subdividir, como en el caso del carpo, del tarso y de las falanges. Los caracteres morfológicos están codificados en función de los criterios definidos en el capítulo 4. Para cada especie se muestran las preferencias ambientales y locomotoras, su distribución geográfica, la colección en la cuál se ha estudiado y, si se trata de una especie fósil, el yacimiento al que pertenece. Una fotografía en cada una de las vistas del

hueso apoya de manera rápida y muy visual la información proporcionada. Un apartado de observaciones permite incluir información complementaria no recogida en los campos definidos previamente.

Fig. 15. Sample of an anatomical record created with FileMaker Pro 9 Advance program. Every record belongs to one species, which is subdivided into different tabs, each corresponding to a bone, which in turn can be subdivided, as in the case of the carpus, the tarsus and of the phalanges. Morphological characters are encoded according to the criteria defined in Chapter 4. For each species the locomotor and environmental preferences are shown, as well as its geographical distribution, the collection where has been studied and, if it is a fossil species, the fossil site where it belongs. A picture in every view supports each bone definition in a rapid and visual way. An "Observations" field allows to include additional information not recorded in the previous fields.

2.5. METODOLOGÍA ESTADÍSTICA: CHI2, AD

2.5.1. Chi2: tablas de contingencia

El estudio de la relación entre dos o más variables tiene una gran importancia en el análisis científico. Cuando las variables son cualitativas (o categóricas), un método ampliamente empleado para estudiar las posibles pautas de asociación entre dichas variables es la elaboración de tablas de contingencia, en donde el grado de relación entre pares de variables categóricas se mide a partir de diversos estadísticos (ver ejemplos en trabajos sobre ecología en artiodáctilos en Caro et al., 2004 y DeGusta & Vrba, 2005b).

El estadístico más utilizado para contrastar la independencia entre dos variables cualitativas es el test de **Chi cuadrado (X^2)** (Pearson, 1911), cuya hipótesis nula es la independencia o no asociación entre las variables, aunque no aporta información en cuanto a la fuerza de asociación entre las variables estudiadas. Este estadístico compara las frecuencias observadas (número de casos obtenidos de hecho) con las frecuencias esperadas (número de casos que deberíamos obtener si las variables fueran independientes). Por tanto:

1. el estadístico X^2 valdrá cero cuando las variables sean completamente independientes, pues las frecuencias obtenidas y las esperadas serán iguales, y

2. el valor del estadístico será tanto mayor cuanto mayor sea la discrepancia entre las frecuencias obtenidas y las esperadas (discrepancia que será tanto mayor cuanto mayor sea la relación entre las variables).

Dado que este estadístico sigue el modelo de probabilidad χ^2 , si los datos son incompatibles con la hipótesis de independencia, la probabilidad asociada al estadístico será baja ($p \leq 0,005$), y podemos concluir que las variables estudiadas están relacionadas.

Pese a ser la prueba más utilizada, esta presenta ciertos inconvenientes que hacen desaconsejable su uso en ciertos casos. Dado que su valor varía directamente con el número de casos, para que las probabilidades de la distribución χ^2 constituyan una buena aproximación a la distribución del estadístico X^2 conviene que no existan celdas con frecuencias esperadas menores que 5. Si hubiera más de un 20% de celdas que cumplieran esta condición, los resultados del test deben ser interpretados con cautela. En estos casos, el **estadístico exacto de Fisher** (1935) ofrece la probabilidad exacta de obtener las frecuencias observadas o cualquier otra combinación más alejada de la hipótesis de independencia. La significación exacta es siempre fiable, independientemente del tamaño, la distribución, la dispersión o el equilibrio de los datos.

Otro de los inconvenientes del estadístico chi cuadrado es que su valor depende, no sólo del tamaño de la muestra, sino también del número de categorías por variable que se estén manejando. El valor de X^2 puede corregirse para que tome un valor comprendido entre 0 y 1 y minimizar el efecto del tamaño de la muestra sobre la cuantificación del grado de asociación. Entre las medidas basadas en el chi cuadrado, el estadístico denominado **V de Cramer** (descrito por Harald Cramér, 1946) se emplea cuando se comparan más de 2 x 2 casos ya que su valor nunca excede de 1. Es una medida equivalente al coeficiente r (coeficiente de correlación de Pearson) para variables cuantitativas y se trata, como este, de un post-test que determina la fortaleza de la asociación después de que el estadístico X^2 ha determinado su significación.

2.5.2. Análisis Discriminante (AD)

El AD es una técnica estadística multivariante cuya finalidad es encontrar la combinación lineal de las variables cuantitativas independientes que mejor permite diferenciar (discriminar) a los grupos previamente establecidos. En la búsqueda de las funciones discriminantes, el proceso permite incluir todas las variables o usar un procedimiento de selección paso a paso, que incluye solamente algunas variables que son estadísticamente significativas para discriminar sobre los grupos. Una vez encontrada esa combinación (función discriminante), el AD proporciona procedimientos de clasificación sistemática de nuevas observaciones de origen desconocido en alguno de estos grupos analizados.

En nuestra exploración de las relaciones entre tipos de ambientes y distribución de locomociones en las asociaciones de rumiantes, hemos utilizado esta técnica para obtener un modelo que permita discriminar entre clases de biomas a partir de los espectros de locomoción mostrados por las comunidades de rumiantes presentes en distintas localidades de todo el mundo (apartado 2.6.). En el caso de la fauna fósil se han sustituido las localidades por sus yacimientos respectivos. Con este modelo, los espectros de locomoción determinados para las faunas fósiles nos permitirán clasificar el ambiente en el que habitaron los rumiantes de cada yacimiento analizado dentro de la clasificación biómica.

2.6. ANÁLISIS BIOCLIMÁTICOS A PARTIR DE LOS ESPECTROS DE LOCOMOCIÓN EN COMUNIDADES ACTUALES DE RUMIANTES

Una comunidad actual de rumiantes puede ser caracterizada a partir de su espectro de diversidad de locomoción (Alcalde et al., 2006), o lo que es lo mismo, a partir de los porcentajes de los diferentes tipos de locomoción empleados por las especies presentes en ella.

En este apartado, nos proponemos utilizar los espectros de diversidad de locomoción mostrados por distintas comunidades de

rumiantes actuales para discriminar entre los diferentes ambientes terrestres, lo que nos permitirá, posteriormente, analizar la paleosinecología de comunidades de rumiantes fósiles. Para ello, desarrollamos una metodología analítica que muestra similitudes con el análisis bioclimático establecido por Hernández Fernández (2001).

Se han tomado 50 localidades de todo el mundo, 5 por cada uno de los biomas definidos por Walter (ver clasificación bioclimática de Walter en el Capítulo 2), estando cada localidad caracterizada por un espectro de locomoción.

La contribución de una especie al espectro locomotor de una comunidad se basa en el Índice de Restricción Locomotriz (LRI, *Locomotor Restriction Index*) que dicha especie muestra para cada modo de locomoción, y que responde a la fórmula:

$$LRI = 1/n$$

donde n es el número de diferentes tipos de locomoción empleados por la especie. Este índice, análogo al Índice de Restricción Climática (CRI) de Hernández Fernández (2001), presenta un valor 1 cuando la especie sólo presenta un tipo de locomoción, 0 cuando la especie no muestra ese tipo, y $1/n$ cuando presenta más de uno, siendo en este caso la suma de los diferentes LRI para cada especie igual a 1. De esto se deduce que LRI más altos revelarán espectros de locomoción más restringidos para las especies.

La contribución de un tipo de locomoción en una comunidad se estima mediante la Componente Locomotriz (LC, *Locomotor Component*) para cada tipo de locomoción de acuerdo a la fórmula:

$$LC_i = (\sum LRI_i) 100/S$$

donde i es el tipo de locomoción y S el número de especies de la localidad. De este modo, el conjunto de todos los valores de los LC de las especies que habitan en una localidad constituye su espectro locomotriz. Si tomamos estos valores como porcentajes podemos considerar el valor de

cada LC como la suma ponderada de las locomociones mostradas por las distintas especies que habitan en ella (ver tabla 2.8 para una localidad de ejemplo y Anexo 4 para todas las localidades).

RAPID CITY (Dakota del Sur, USA)	Galope	Zigzag	Galope a saltos	Stotting	Escalada	Total
<i>Cervus elaphus</i>	1/2	0	0	1/2	0	1
<i>Odocoileus hemionus</i>	1/4	1/4	1/4	1/4	0	1
<i>Odocoileus virginianus</i>	1/4	1/4	1/4	1/4	0	1
<i>Antilocapra americana</i>	1/3	0	1/3	1/3	0	1
<i>Bison bison</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Ovis canadensis</i>	0	0	0	1/2	1/2	1
Σ LRI	2 1/3	1/2	5/6	1 5/6	1/2	6
LC	38,89%	8,33%	13,89%	30,56%	8,33%	100,00%

Tabla 2.8. Ejemplo de una localidad actual que presenta un bioma de tipo Estepa (bioma VII). El valor correspondiente al LC (componente locomotriz) indica el porcentaje de cada tipo de locomoción dentro del espectro locomotriz de una determinada localidad, no el porcentaje de especies que se mueven de una determinada manera en dicha localidad. De este modo, un valor de LC = 8.33% para la escalada significa que dicha locomoción representa el 8.33% del espectro total mostrado por la comunidad.

Table 2.8. Example of a current locality which presents a Steppe biome (biome VII). The value for the LC (locomotor component) indicates the percentage of each type of locomotion within the locomotor spectrum of a given locality, not the percentage of species that move in a certain way in the locality. Thus, an LC value = 8.33% for climbing means that this locomotion represents 8.33% of the total spectrum shown by the community.

Para conocer el espectro locomotor que presentan los biomas considerados se han calculado los valores medios de los LC obtenidos en las localidades estudiadas de cada bioma (tabla 2.9). Estos resultados muestran, en primer lugar, que el galope constituye el tipo de locomoción predominante en 7 de los 10 biomas estudiados. Sin embargo, este tipo de desplazamiento constituye como media el 30% del espectro locomotor del conjunto de los biomas, no muy diferente de otros como el galope a saltos (21,22%) o el *stotting* (21,12%). En cuanto al modo de locomoción menos empleado globalmente, el zigzag (12,72%), supone en el mejor de los casos algo menos del 25% del espectro total. Por último, se observa que la escalada es el tipo de locomoción menos empleado, el menor en 6 de los 10 biomas, aunque se muestra como el dominante con diferencia en el bioma III (Desierto). Esto es fácilmente explicable si tenemos en cuenta que las localidades de biomas desérticos estudiadas presentan una

Bioma	Galope	Zigzag	Galope a saltos	Stotting	Escalada	Total
I (Pluvisilva)	18,91%	21,45%	29,59%	26,71%	3,33%	100,00%
II (Bosque Tropical Deciduo)	24,84%	12,64%	42,87%	19,28%	0,37%	100,00%
II/III (Sabana)	35,86%	12,10%	22,20%	29,01%	0,83%	100,00%
III (Desierto)	23,33%	4,17%	7,50%	24,17%	40,83%	100,00%
IV (Bosque Mediterráneo)	28,75%	12,92%	9,03%	25,69%	23,61%	100,00%
V (Laurisilva)	21,76%	19,35%	21,20%	21,02%	16,67%	100,00%
VI (Bosque Caducifolio)	31,25%	15,42%	16,25%	30,42%	6,67%	100,00%
VII (Estepa)	36,53%	2,92%	9,03%	27,36%	24,17%	100,00%
VIII (Taiga)	41,67%	22,89%	21,22%	7,56%	6,67%	100,00%
IX (Tundra)	43,33%	3,33%	33,33%	0,00%	20,00%	100,00%
TOTAL	30,62%	12,72%	21,22%	21,12%	14,31%	100,00%

Tabla 2.9. Espectros de locomoción de las especies de rumiantes actuales en cada bioma. Se muestran en azul los valores más altos para cada bioma y en rojo los valores más bajos.

Table 2.9. Locomotor spectra of the extant ruminants in each biome. Highest and lowest values for each biome are shown in blue and red respectively.

diversidad de especies bastante limitada, entre 1 y 4, donde casi el 40% de estas son típicas de zonas escarpadas (géneros *Oreotragus*, *Capra*, *Ovis* y *Hemitragus*). Se puede concluir que, aunque parece que en general el galope es el medio de locomoción más utilizado por los rumiantes, en realidad las diferencias respecto a otros tipos de desplazamiento dependen en gran medida de un análisis exhaustivo del ambiente que ocupan.

Para comprobar estadísticamente la bondad de la locomoción como indicador ambiental, se han llevado a cabo no obstante un total de 7 análisis discriminantes (tabla 2.10) a partir de la matriz de espectros de locomoción resultante (tabla 2.9).

Se han considerando como variables de agrupación los diferentes biomas y grupos biómicos (tablas 2.4 y 2.5 respectivamente), y como variables independientes los espectros de locomoción. En un primer análisis se consideraron los biomas por separado. Se realizaron también tres análisis basados en la agrupación de éstos en función de la

AD	Variables de agrupación	% de correcta clasificación
1	Biomás por separado	36%
2	Tropical - Subtropical - Templado	62%
3	Tropical + Subtropical - Templado	70%
4	Tropical - Subtropical + Templado	62%
5	Árido - Húmedo	68%
6	Forestal - No forestal	70%
7	Forestal denso - Forestal claro - No forestal	64%

Tabla 2.10. Análisis discriminantes realizados considerando diferentes variables de agrupación. Se presenta el porcentaje de correcta clasificación para cada uno de ellos. En negrita se muestran aquellos que han proporcionado los mejores resultados, y que han sido tomados para las inferencias paleoambientales de los yacimientos estudiados.

Tabla 2.10. Discriminant analyses carried out considering different grouping variables with the percentage of correct classification for each of them. In bold are shown those who have provided the best results, and that have been taken for the paleoenvironmental inferences of the sites studied.

temperatura, analizando por separado biomas “tropicales” (I-Pluvisilva, II-Bosque Tropical Deciduo, II/III-Sabana), “subtropicales” (III-Desierto, IV-Bosque Mediterráneo y V-Laurisilva) y “templados” (VI-Bosque Caducifolio, VII-Estapa, VIII-Taiga y IX-tundra), y agrupando los tropicales y subtropicales por un lado y los subtropicales y los templados por otro. Posteriormente se llevó a cabo un análisis en función de la aridez, distinguiendo entre biomas “áridos” (II-Bosque Tropical Deciduo, II/III-Sabana, III-Desierto, IV-Bosque Mediterráneo y VII-Estapa) y biomas “húmedos” (I-Pluvisilva, V-Laurisilva, VI-Bosque Caducifolio, VIII-Taiga y IX-tundra). Por último, se diferenció en función de la masa forestal entre biomas “forestales” (I-Pluvisilva, II-Bosque Tropical Deciduo, IV-Bosque Mediterráneo, V-Laurisilva, VI-Bosque Caducifolio y VIII-Taiga) y “no forestales” (II/III-Sabana, III-Desierto, VII-Estapa y IX-tundra), y se intentó afinar en la separación entre biomas “forestales densos” (I, IV y V), “forestales claros” (II, VI y VIII) y “no forestales” (II/III, III, VII y IX).

Los resultados obtenidos muestran que no es posible discriminar entre los distintos biomas por separado, ya que los análisis sólo generan

una correcta clasificación para el 36% de las localidades. El único bioma cuyas 5 localidades han sido correctamente clasificadas es la taiga (VIII), mientras que el resto de categorías presentan todas, o la mayor parte de las asignaciones, erróneas. Sin embargo, estos resultados mejoran notablemente cuando agrupamos los biomas bajo criterios tales como temperatura, aridez o vegetación (tabla 2.10). Considerando una separación de ambientes entre biomas “tropicales-subtropicales” y “templados” obtenemos un 70% de localidades bien clasificadas. En este caso, 6 de los 10 biomas muestran una asignación correcta de todas (pluvisilva y taiga) o de 4 de las 5 localidades de cada uno de ellos (bosque tropical decíduo, desierto, laurisilva y tundra). También la separación en función de la aridez entre biomas “húmedos” y biomas “áridos” arroja una correcta clasificación del 68% de las localidades. En ésta, 3 de los 10 biomas (desierto, estepa y taiga) presentan las 5 localidades que componen cada uno de ellos bien clasificadas, y 2 biomas (laurisilva y tundra) presentan esos resultados para 4 de las 5 localidades. Por último, si establecemos una separación de biomas en función de la vegetación considerando biomas “forestales” y “no forestales” los resultados son igualmente buenos, con un 70% de los casos bien clasificados. También bajo este supuesto 6 de los 10 biomas presentan las 5 (estepa y taiga) ó 4 de las 5 localidades (pluvisilva, bosque tropical decíduo, desierto y tundra) clasificadas de forma correcta. Sin embargo, si se intenta afinar en la separación entre biomas “forestales densos”, “forestales claros” y “no forestales” la correcta asignación de las localidades disminuye ligeramente, situándose en un 64%. Esto se debe a que, aunque el bosque mediterráneo (IV) resulta mejor caracterizado con esta clasificación, la pluvisilva (I), la sabana (II/III), la laurisilva (V) y el bosque caducifolio (VI) sufren una ligera disminución en el número de asignaciones correctas. En la tabla 2.11 se muestra el número de biomas clasificados, tanto correcta como incorrectamente, para los análisis que han arrojado mejores porcentajes de correcta clasificación (AD3, AD5 y AD6 de la tabla 2.10).

Nº AD	Grupos biómicos	Resultados AD	Trop-subtrop	Templado
AD3	Trop+subtrop	70%	22 (73,3%)	8 (26,7%)
	Templado		7 (35%)	13 (65%)
AD5	Árido	68%	Árido	Húmedo
			15 (60%)	10 (40%)
	Húmedo		6 (24%)	19 (76%)
AD6	Forestal	70%	Forestal	No forestal
			19 (63,3%)	11 (36,7%)
	No forestal		4 (20%)	16 (80%)

Tabla 2.11. Número de localidades actuales clasificadas, tanto correcta como incorrectamente, en los tres principales análisis discriminantes. Entre paréntesis se especifica el porcentaje que suponen respecto al total de casos.

Table 2.11. Number of current classified localities, both correct and incorrect, in the three main discriminant analyses. The percentage in brackets represents what each means respect of the total cases.

Se puede resumir que los biomas que presentan en general los mayores porcentajes de localidades bien clasificadas son el desierto (III), la laurisilva (V), la estepa (VII), la taiga (VIII) y la tundra (IX). Entre ellos hay que destacar la taiga, cuyas 5 localidades han sido correctamente clasificadas en todos y cada uno de los análisis realizados. Por otra parte, los biomas peor caracterizados a partir de los espectros de locomoción son, por una parte el bosque mediterráneo (IV), debido probablemente a que estos bosques tienden a ser muy heterogéneos, con zonas densas de matorrales asociadas a grandes llanuras o dehesas y, por otra, el bosque caducifolio (VI).

Basándonos en los resultados que presentan los mayores porcentajes de correcta clasificación de las localidades estudiadas, es posible diferenciar entre tres pares de ambientes diferentes: tropical+subtropical–templado, árido–húmedo y forestal–no forestal. Si aplicamos estos subgrupos a los biomas de Walter, se pueden definir 6 grupos ambientales con un alto porcentaje de clasificación de los casos

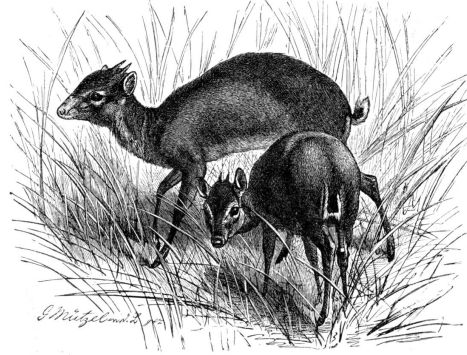
originales (tabla 2.12). Bajo estas premisas, observamos que tanto la estepa como la tundra son claramente caracterizables a partir de las categorías ambientales definidas, así como las parejas pluvisilva-laurisilva (I-V), bosque tropical deciduo-bosque mediterráneo (II-IV), sabana-desierto (II/III) y bosque caducifolio-taiga (VI-VIII).

AD	Variables de agrupación	% de correcta clasificación
1	Biomás por separado	36%
2	Tropical - Subtropical - Templado	62%
3	Tropical + Subtropical - Templado	70%
4	Tropical - Subtropical + Templado	62%
5	Árido - Húmedo	68%
6	Forestal - No forestal	70%
7	Forestal denso - Forestal claro - No forestal	64%

Tabla 2.12. Grupos ambientales establecidos a partir de los espectros de locomoción de las comunidades de rumiantes actuales. Estos grupos están definidos en función de criterios tales como temperatura (tropical-subtropical-templado), aridez (húmedo-seco) y masa forestal (forestal-no forestal).

Table 2.12. Environmental groups established from the locomotor spectra of the extant ruminant communities. These groups are defined according to criteria such as temperature (tropical-subtropical-temperate), aridity (humid-arid) and woodland (forest-non forest).

Sin embargo, como apuntan Hernández Fernández et al. (2007), existen ciertas limitaciones potenciales en este método, como la posibilidad de que los biomas modernos presenten diferentes características que aquellos del pasado, o la existencia de biomas pasados sin análogos actuales. Este problema se acentúa cuando la edad de las localidades se incrementa. Por tanto, el análisis de faunas relativamente recientes nos permitirá aplicar nuestra metodología de una manera más fiable que en paleocomunidades más alejadas en el tiempo.



3. RELACIONES ECOLÓGICAS ENTRE MODOS DE LOCOMOCIÓN Y OTRAS VARIABLES NO MORFOLÓGICAS

Uno de los objetivos prioritarios de esta tesis doctoral consiste en establecer las relaciones entre la locomoción y el ambiente ocupado por los rumiantes actuales, además de con aspectos básicos de los organismos como pueden ser la talla, el grupo funcional al que pueden ser asignados o su herencia filogenética. Aunque muchas de esas relaciones son ampliamente conocidas en base a la simple observación y comparación entre las distintas especies, se hace necesario contrastarlas estadísticamente.

3.1. COMPARACIÓN DE LAS VARIABLES ENTRE SÍ

En este capítulo tratamos de esclarecer esas correspondencias con el fin de ampliar nuestro conocimiento de las faunas actuales para, posteriormente, aplicar algunas de las conclusiones a la inferencia en especies fósiles. Para ello se han contrastado estadísticamente las asociaciones entre variables cualitativas mediante tablas de contingencia (ver apartado de “Metodología estadística” en el capítulo 2). Se han descartado las comparaciones entre aquellos que se ha considerado excluyentes (familia/subfamilia, tallas entre sí, grupos funcionales entre sí), los que no tienen un claro sentido ecológico (biomas entre sí), o las relaciones entre los grupos funcionales y la locomoción y la talla, ya que el primero se basa parcialmente en los segundos. Para estos análisis se ha utilizado la base de datos I (ver apartado de “Material” en el capítulo 2), que incluye todas las especies de rumiantes actuales. La tabla 3.1 muestra de forma resumida las pautas de asociación entre las variables. Los *p*-valores para cada par de variables comparadas cuya asociación ha resultado estadísticamente significativa se muestra en el anexo 5.

Tabla 3.1. Resumen de los resultados obtenidos en las tablas de contingencia. Se muestran únicamente las asociaciones entre variables que han resultado estadísticamente significativas. Las asociaciones positivas (frecuencia obtenida > frecuencia esperada) se presentan en azul y las negativas (frecuencia obtenida < frecuencia esperada) en rojo. Un solo asterisco (*) muestra que la asociación es significativa ($0,050 \geq p > 0,001$), mientras que tres asteriscos (***) denotan una asociación muy significativa ($p \leq 0,001$). La categoría “Mixto” en cada uno de los grupos implica que una determinada especie habita indistintamente uno u otro ambiente.

Table 3.1. Summary of results obtained from the contingency tables. Only the statistically significant associations between variables are shown. Positive relationships (observed frequency > expected frequency) are shown in blue, and negative (observed frequency < expected frequency) in red. A single asterisk () shows that the association is significant ($0.050 \geq p > 0.001$), while three asterisks (***) denote a very significant association ($p \leq 0.001$). The “Mixto” (mixed) category in each group means that a species inhabits either one or the other/s environment/s.*

3.2. RESULTADOS & DISCUSIÓN

La gran cantidad de información proporcionada por la tabla anterior precisa de un exhaustivo análisis. Por ello se procede a desglosar los resultados para cada grupo de variables por separado. Para la interpretación de estos resultados se debe tener en cuenta la gran diferencia, en cuanto a número de especies, que presentan tanto las diferentes familias como las subfamilias. En consecuencia, las más numerosas suelen estar mejor caracterizadas y suministran mayor información que las que presentan un número reducido de taxones.

3.2.1. Grupos taxonómicos

La familia Bovidae se asocia en general con los ambientes abiertos y áridos carentes de una comunidad vegetal importante, como desiertos arenosos o pedregosos, terrenos montañosos o llanuras arboladas y herbáceas. La afinidad por este tipo de medios es especialmente significativa en los miembros de la subfamilia Antilopinae, aunque también se observa en alcelaphinos e hippotraginos. Sin embargo los cephalopinos, y en menor medida los bovinos, parecen desmarcarse de esta tendencia generalizada, habitando medios mucho más vegetados y cubiertos (bosques densos como pluvisilvas o bosques tropicales

deciduos). Los caprinos, por su parte, también parecen apartarse de esta línea general ocupando tanto zonas montañosas, donde practican la escalada, como llanuras herbáceas en ambientes más templados. La subfamilia Reduncinae, por último, muestra un espectro ambiental más amplio que las anteriores, ya que habita tanto en áreas forestales de bosques tropicales deciduos como en medios mucho más abiertos (llanuras arboladas o herbáceas o zonas arbustivas). En último lugar, la subfamilia Aepycerotinae, con sólo un taxón actual, *Aepyceros melampus*, no presenta ninguna relación significativa con las variables estudiadas, lo que podría deberse a una inadecuada caracterización por un número tan escaso de representantes.

En cuanto a la familia Cervidae, nuestros resultados muestran una asociación con ambientes cálidos forestales (pluvsilvas y laurisilvas), así como con humedales (especialmente algunos miembros de las subfamilias Capreolinae y Cervinae). La subfamilia Capreolinae, a pesar de mostrar una clara afinidad con los biomas de laurisilva, bosque caducifolio y taiga, así como con los bosques densos, presenta a su vez una relación negativa con los biomas forestales. Esto podría explicarse debido al carácter más ubicuo de las especies que la conforman respecto a otras subfamilias, que se ve apoyado por una estrecha asociación con las tres categorías mixtas de los grupos bióticos. Los muntiacinos presentan una marcada afinidad hacia los medios forestales, evitando las áreas muy abiertas en las que dominan las praderas o las zonas de matorral. Por último, como en el caso de la subfamilia Aepycerotinae, la subfamilia Hydropotinae, compuesta por un solo representante actual, *Hydropotes inermis*, no ha mostrado ningún tipo de relación con las variables comparadas.

En lo referente a los mósquidos, se pone de manifiesto que esta familia muestra una marcada tendencia a ocupar ambientes templados, como bosques caducifolios, estepas o taigas.

Los tragúlidos, únicos rumiantes que no pertenecen al infraorden Pecora, muestran en cambio una fuerte asociación con las zonas

tropicales. Concretamente, presentan una estrecha relación con áreas forestales con un gran desarrollo arbóreo, como las pluvisilvas, o con aquellos bosques cuyos suelos están densamente vegetados, evitando los ambientes abiertos y limpios.

En cuanto a las familias Giraffidae y Antilocapridae, el número tan reducido de especies actuales que las conforman hace que la correlación con las variables ecológicas aportada por ellas sea prácticamente nula.

3.2.2. Locomoción

Los resultados muestran que el galope se asocia con especies que habitan en zonas áridas y abiertas, de sustratos exentos de vegetación leñosa (desiertos arenosos y pedregosos, sabanas y llanuras herbáceas), o terrenos algo más vegetados (bosques mediterráneos). Por el contrario, este tipo de desplazamiento tiende a ser evitado en biomas forestales con una masa arbórea importante (pluvisilvas y laurisilvas), ya que requiere de una considerable libertad de movimientos de las extremidades. Por su parte, el *stotting* se muestra muy estrechamente relacionado con el galope, presentándose como una forma característica de locomoción en los mismos biomas áridos y áreas abiertas, como llanuras arboladas y herbáceas o zonas de matorral.

En cuanto al galope a saltos, Estes (1991) apunta que este tipo de movimientos otorgan una gran maniobrabilidad en zonas densamente vegetadas. Nuestros resultados corroboran estadísticamente estas observaciones, y muestran que es característico de zonas tropicales forestales (como pluvisilvas y bosques deciduos). Se observa además, al igual que ocurre entre el galope y el *stotting*, que el galope a saltos está íntimamente relacionado con el desplazamiento en zigzag, siendo este último también típico de bosques densos y sustratos forestales.

Estos resultados nos permiten hablar de dos modelos generales de locomoción dentro de nuestra clasificación: I) el formado por el par galope-*stotting* y II) el constituido por la asociación galope a saltos-zigzag.

El primero de ellos constituye el modo de desplazamiento más usado a nivel general por los rumiantes (tabla 2.9, capítulo 2). El segundo supone, en cálculos generales, el segundo tipo de locomoción más utilizado y, en ambientes donde la vegetación a nivel del suelo está muy desarrollada, se muestra como el método de huida predominante.

Esta dualidad locomotriz se ve también reflejada a nivel taxonómico, ya que aquellas subfamilias de bóvidos más estrechamente relacionadas con terrenos abiertos y áridos (Alcelaphinae, Antilopinae e Hippotraginae), muestran tendencia hacia la locomoción de tipo I. Los másquidos y tragúlidos, así como los miembros de la subfamilia Cephalophinae (Bovidae), típicos de ambientes mucho más vegetados, revelan en cambio patrones de desplazamiento de tipo II.

Entre los cérvidos sólo se ha establecido una relación de este tipo, la existente entre los muntiacinos y el galope a saltos, mostrando, al presentar un espectro general más amplio, que se trata de una familia poco especialista en cuanto a modos de locomoción, a diferencia de lo señalado por Leinders (1979).

Por último, como era esperable, la escalada resulta significativa respecto a los bóvidos, más concretamente respecto a los miembros de la subfamilia Caprinae. Esta es típica de zonas templadas y húmedas como bosques caducifolios, estepas, taigas y tundras. Además, nuestros resultados corroboran la conocida y estrecha relación entre los caprinos y las zonas montañosas y nevadas. Esto, unido a su significación respecto a las llanuras herbáceas, pone de manifiesto la existencia de grandes planicies desprovistas de vegetación leñosa asociadas a terrenos montañosos, donde los organismos se alimentan en momentos de ausencia de peligro.

Los resultados obtenidos en este trabajo corroboran lo establecido por Leinders (1979) en cuanto a que los mejores saltadores son aquellos de zonas abiertas, y no los de zonas forestales como afirma Köhler (1993), ya que los saltos más potentes (*stotting* y escalada), son típicos de zonas

abiertas y montañosas respectivamente, y sustratos poco vegetados. Por el contrario, la locomoción de tipo galope a saltos, típica de ambientes forestales, debe presentar necesariamente una componente vertical mucho menor debido al espacio limitado por el dosel arbóreo.

3.2.3. Biomas - Sustratos

El estudio entre los tipos de sustrato y los diferentes biomas nos lleva a concluir en un primer lugar que los biomas de climas templados (representados por bosques caducifolios, estepas, taigas y tundras), están en general muy relacionados con los terrenos limpios de vegetación, nevados y montañosos. En segundo lugar, se puede apuntar que los biomas de climas más cálidos muestran una mayor dispersión en sus relaciones. Así, los biomas áridos de sabana y bosque mediterráneo se relacionan respectivamente con sustratos arenosos y pedregosos, además de con zonas de matorral, llanuras arboladas y llanuras herbáceas, mientras que los desiertos se presentan como terrenos arenosos, pedregosos o montañosos con abundantes matorrales. Por otra parte, los suelos muy vegetados son característicos de zonas como pluvisilvas, bosques tropicales deciduos o laurisilvas, todos ellos bosques con sotobosques bien desarrollados y desprovistos en general de zonas arenosas, pedregosas o montañosas.

3.2.4. Tallas

Los resultados por familias revelan que los mósquidos y los tragúlidos, así como los antilopinos y cephalopinos (Bovidae), o los muntiacinos (Cervidae), muestran tamaños pequeños por lo general. El resto de bóvidos y cérvidos se distribuye de manera más uniforme por todo el espectro de tallas, lo que se ve reflejado en la configuración de los grupos funcionales.

En cuanto a su relación con otras variables, tanto el galope a saltos como el zigzag son movimientos típicos de formas pequeñas, adaptadas a ambientes con sotobosques bien desarrollados, como las laurisilvas, ya

que dichos ambientes requieren de una maniobrabilidad que sólo puede ser mostrada por estas. El galope, por el contrario, es representativo de formas más grandes que habitan en espacios abiertos, mientras que las tallas medias están relacionadas con la escalada, e igualmente con zonas abiertas como sabanas y tundras.

3.2.5. Grupos funcionales

Podemos establecer nexos entre los grupos 1, 7 y 8 (especies de tamaño pequeño o medio con locomoción de tipo galope a saltos y/o zigzag y ramoneadores o de dieta mixta) y miembros de las familias Cervidae (concretamente Cervinae y Muntiacinae), Moschidae y Tragulidae, todos ellos habitantes de bosques densamente vegetados.

3.3. CONCLUSIONES

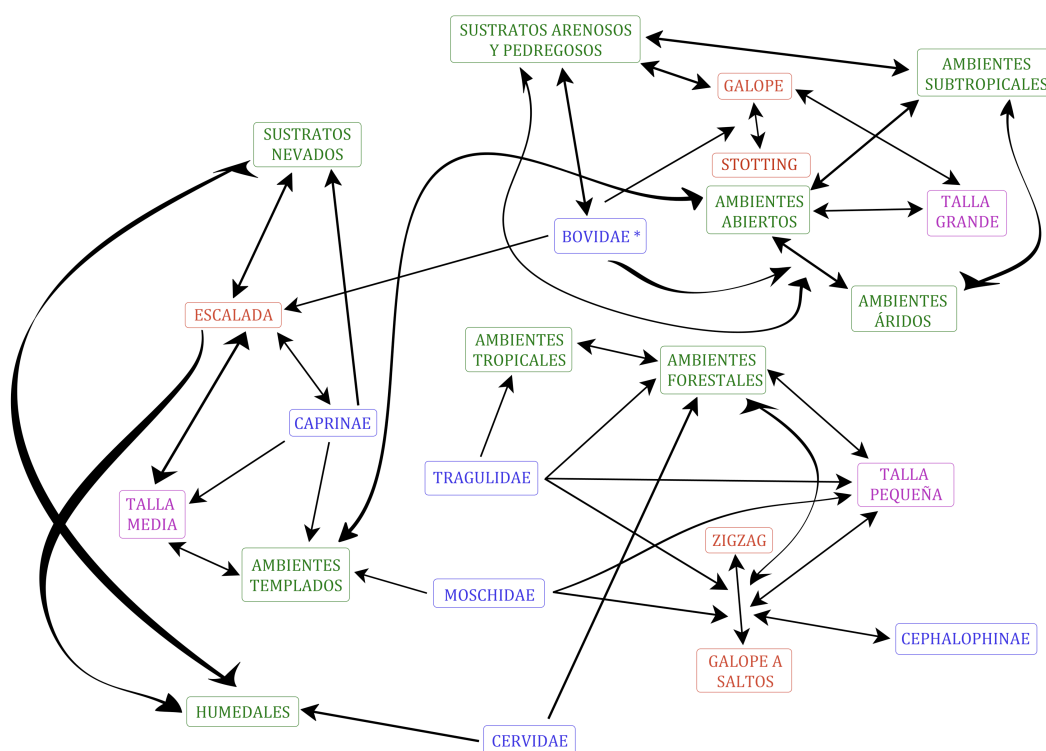
I) Los bóvidos en general muestran afinidad por los espacios abiertos y de climas áridos. Los miembros de la subfamilia Cephalophinae, sin embargo, presentan modos de locomoción que se asemejan a las mostradas por mósquidos, tragúlidos y muntiacinos, apartándose significativamente de aquellos empleados de forma general por los bóvidos. Asimismo, los cephalophinos presentan también mayor semejanza con los ambientes ocupados por los ciervos o los tragúlidos que por los bóvidos. Los caprinos por su parte se relacionan con climas templados y zonas montañosas donde practican la escalada. Los ciervos se muestran menos específicos en general, siendo más frecuentes en zonas forestales con humedales próximos, pero sin un tipo de locomoción preferente a nivel de familia. Los mósquidos habitan en zonas de climas templados y los tragúlidos en ambientes tropicales muy vegetados, pero ambos presentan tamaños pequeños y se mueven con locomociones similares. En cuanto a los giráfidos y antilocápridos, no se tienen datos suficientes para determinar sus afinidades ecológicas debido al número tan reducido de especies actuales.

II) Se pueden distinguir dos grupos de locomoción considerablemente divergentes: I) galope-*stotting* y II) galope a saltos-zigzag. El primero es empleado fundamentalmente por bóvidos (excepto los cephalophinos) y el segundo por mósquidos, tragúlidos y cephalophinos. Estos tipos de desplazamiento están enormemente influidos por el ambiente, siendo el galope-*stotting* típico en zonas abiertas y generalmente desprovistas de vegetación leñosa a nivel del suelo, mientras que el galope a saltos-zigzag se observa preferentemente en espacios forestales, mucho más vegetados y tupidos.

III) Tanto los medios de climas templados como los subtropicales muestran ambientes en general abiertos, pero mientras que los primeros son húmedos con abundancia de terrenos nevados y/o montañosos, los subtropicales se caracterizan por su aridez y su predominio de zonas arenosas y pedregosas. Los ambientes tropicales sin embargo presentan un importante desarrollo de la comunidad vegetal a todos los niveles.

IV) Los tamaños corporales pequeños están muy relacionados con los ambientes forestales y con una locomoción de tipo II. Las formas de tamaño medio se relacionan con la escalada y son características de zonas abiertas, así como las especies más grandes, que muestran afinidad por espacios abiertos donde galopar.

Se puede concluir que aunque los resultados obtenidos muestran que algunos grupos pueden ser definidos dentro de unas pautas ecológicas muy concretas, otros presentan espectros mucho menos específicos, poniendo de manifiesto, entre otros, la realidad ecotónica de muchas especies. En la figura mostrada a continuación (fig. 16) se pueden observar de manera esquemática algunas de las relaciones más importantes entre las variables estudiadas en este capítulo.

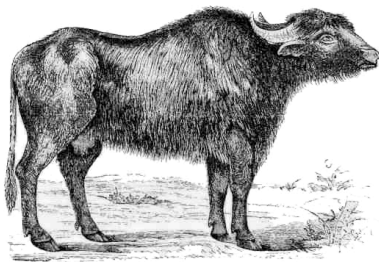


* EXCEPTO CEPHALOPHINAE

Fig. 16. Diagrama en el que se ilustran algunas de las asociaciones más importantes entre las variables no morfológicas. Las flechas dobles indican que la relación se da en ambos sentidos. Únicamente se muestran las subfamilias Cephalophinae y Caprinae por separado por diferenciarse de forma significativa del conjunto de los bóvidos.

Fig. 16. Diagram showing some of the most important associations between non-morphological variables. Double arrows indicate that the association goes in both ways. Only the subfamilies Caprinae and Cephalophinae are shown separately since they differentiate significantly from the other Bovidae.

4. ANÁLISIS ECOMORFOLÓGICO DEL AUTOPODIO EN RUMIANTES



En este capítulo se estudia el autopodio de los rumiantes como fuente de información ecológica. Asimismo se han considerado aspectos como la filogenia para ver, como primera aproximación, cómo puede interferir ésta en las potenciales relaciones ecomorfológicas. Gran parte de los caracteres ecomorfológicos del autopodio de los rumiantes definidos por Gentry (1970), Heintz (1970), Hussain et al. (1983), Scott (1985), Köhler (1993), Breda et al. (2005) y DeGusta & Vrba (2005b) son revisados y ampliados en este capítulo, incluyendo elementos que hasta ahora han sido objeto de mínima atención, como los huesos del carpo o el cubonavicular. En este capítulo se define, además, una serie de caracteres desarrollados específicamente para esta tesis doctoral, basándonos en nuestras propias observaciones y atendiendo a su importancia potencial como fuente de información biomecánica, ecológica o filogenética.

Uno de los primeros estudios ecomorfológicos a partir del esqueleto postcraneal de los rumiantes fue llevado a cabo por Gentry (1970), quién determinó una serie de adaptaciones cursoriales a partir de los bóvidos miocenos de Fort Ternan (Kenia). Heintz (1970) utilizó diferentes caracteres morfológicos como criterio de diferenciación entre bóvidos y cérvidos villafranquienses de yacimientos españoles y franceses. Posteriormente, Hussain et al. (1983) establecieron del mismo modo un conjunto de caracteres morfológicos en algunos de estos huesos para diferenciar a nivel filogenético, pero en su caso entre distintas familias de artiodáctilos del Neógeno pakistaní (Siwalik). Por último, Köhler (1993) y DeGusta & Vrba (2005b) analizaron la relación entre la morfología y el ambiente ocupado por rumiantes actuales, aplicando la primera autora los resultados obtenidos a fósiles del Mioceno de Europa y África.

Para este trabajo se ha creado una base de datos con 210 caracteres morfológicos (base de datos II, definida en el epígrafe “Material” del capítulo 2 y en el anexo 3), siendo esta clasificación considerablemente más extensa y completa que la tratada en trabajos similares hasta la fecha. De entre estos, algunos han sido tomados de otros autores por haber

demostrado su utilidad previa como indicadores ecológicos o filogenéticos en rumiantes tanto fósiles como actuales. Sin embargo, a pesar de haber tomado algunos de sus caracteres, nuestra definición de los distintos estadios, así como su asignación a las especies estudiadas, no siempre ha coincidido con la de estos autores ya que ha dependido en gran medida de lo observado en nuestra muestra. Algunos trabajos, además, no apoyan sus definiciones con figuras en las que se muestren las variables estudiadas, lo que puede hacer difícil su comprensión y comparación, así como provocar confusiones en la determinación de las equivalencias. Por tanto, los caracteres definidos por otros autores que se han considerado difíciles de categorizar o incomprensibles han sido rechazados para su estudio. Del mismo modo, algunas variables que fueron definidas en un primer momento de la investigación por su importancia potencial, han sido finalmente eliminadas de los análisis debido a su difícil categorización por una alta variabilidad interespecífica o por una baja representación en la muestra estudiada. Asimismo, cuando una especie presenta una elevada variabilidad intraespecífica para un carácter determinado, dicho carácter ha sido rechazado sólo en esa especie, al considerarlo ambiguo (lo que se ve reflejado en la definición como “carácter eliminado por ambiguo”).

Uno de los mayores problemas que presenta la categorización morfológica es la subjetividad del investigador al determinar los distintos estadios de una variable. Exceptuando aquellos casos en los que se toman ángulos, porcentajes o proporciones relativas respecto a otras partes del hueso, es muy difícil definir los límites que discriminan unos estadios de otros. Dado que es muy importante que los criterios tomados sean consistentes para que puedan ser empleados de forma generalizada, en aquellos caracteres en los que la determinación puede ser compleja se muestran fotografías que ayuden a una mejor comprensión de los caracteres definidos y sus estadios.

Como se ha visto en el capítulo 1, el autopodio es la parte distal de la extremidad de los tetrápodos, y está compuesto por basipodio (carpales

en el miembro anterior y tarsales en el posterior), metapodio (metacarpos y metatarsos en la extremidad anterior y posterior respectivamente) y acropodio (falanges). En la tabla 4.1. se indican las diferentes partes del autopodio, así como el número de caracteres morfológicos y de huesos estudiados para cada uno de los elementos que lo componen. En las tablas del anexo 3 se muestran los estadios de carácter definidos para cada variable morfológica, así como el número de huesos estudiado para cada especie y el yacimiento al que pertenecen (en el caso de los taxones fósiles).

UNIDAD ANATÓMICA		Elementos		Nº caracteres morfológicos	Nº huesos analizados	
					Actuales	Fósiles
Miembro anterior	BASIPODIO	Carpales	Escafoides (Es)	8	345	3
			Semilunar (Sm)	5	337	5
			Piramidal (Pr)	5	165	3
			Pisiforme (Ps)	4	330	4
			Magnetrapezoide (Mg)	5	345	5
			Unciforme (Un)	4	341	7
	METAPODIO	Metacarpo III-IV (Mtc)	28	387	147	
Miembro posterior	BASIPODIO	Tarsales	Astrágalo (As)	37	185	83
			Calcáneo (Cc)	23	379	69
			Cubonavicular (Cb)	14	354	45
			Ectomesocuneiforme	No estudiados		
			Entocuneiforme			
	METAPODIO	Metatarso III-IV (Mtt)	44	391	116	
ACROPODIO	Falanges	F I	11	1627	251	
		F II	9	1026	139	
		F III	13	667	101	
		Total		210	6879	978

Tabla 4.1. Elementos que componen el autopodio, tanto en el miembro anterior como en el posterior. Las falanges se han estudiado con independencia del miembro al que pertenecen debido a la dificultad en su diferenciación en las colecciones.

Table 4.1. Elements of the autopod, both in the fore and hindlimb. The phalanges have been studied regardless of the member they belong because of the difficulty in their differentiation in the collections.

La figura 17 muestra las distintas vistas que se han considerado en el estudio de los huesos. En cuanto a la definición de los caracteres morfológicos se ha seguido por lo general la nomenclatura empleada por Barone (1976).

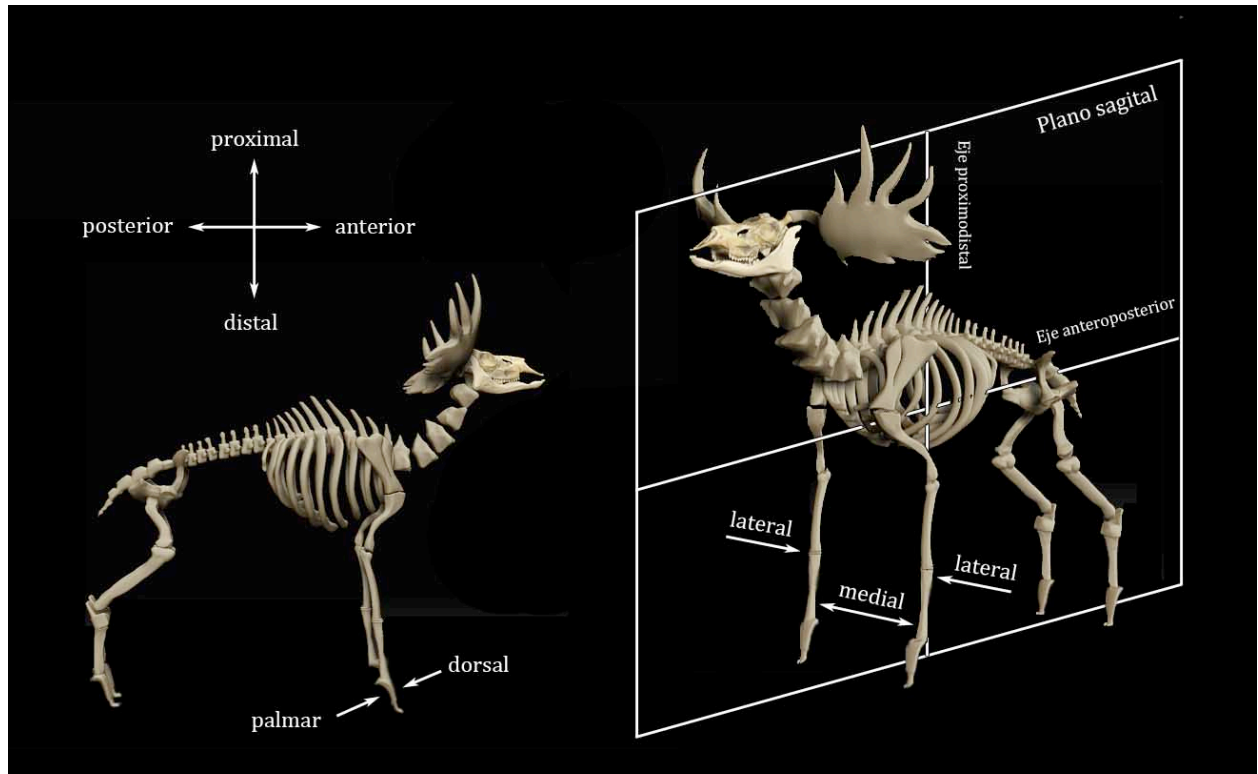


Fig. 17. Esquema anatómico con la nomenclatura empleada para las distintas vistas de los huesos. Diseño de Tom Segal (2007).

Fig. 17. Anatomical sketch e with the nomenclature followed for the different views of the bones. Designed by Tom Segal (2007).

4.1. CARACTERES DEL BASIPODIO

Como se ha expuesto previamente, el basipodio consta de una serie de huesos articulados, de morfología muy diferente: el carpo en el miembro anterior y el tarso en el posterior.

MIEMBRO ANTERIOR - CARPO

El carpo es una articulación sinovial compuesta que actúa en su totalidad como una bisagra doble que permite movimientos de flexión y extensión y una pequeña angulación lateral. Está formado por 6 huesos pequeños y compactos, distribuidos en dos filas, una proximal y otra distal, que articulan con el hueso contiguo de la misma fila y con el radio-ulna proximalmente, y con el metacarpo III-IV distalmente (figura 18). La fila proximal está constituida, de la parte medial a la lateral, por los huesos escafoides, semilunar, piramidal y pisiforme, mientras que la distal está formada sólo por dos huesos, el magnotrapezoide y el unciforme. Su configuración anatómica por sí sola le proporciona poca estabilidad, dependiendo de las estructuras ligamentosas para su sostén. Entre cada dos huesos adyacentes y entre los huesos de la fila proximal y distal se encuentran ligamentos intraarticulares cortos y fuertes. La cápsula articular (vaina fibrosa que engloba la articulación y evita desplazamientos excesivos de los huesos que la componen) se extiende desde el margen distal del radio y la ulna hasta el proximal del metacarpiano III-IV, y se encuentra además reforzada por ligamentos en sus cuatro caras libres. Entre el pisiforme y el margen medial del carpo pasan fibras transversales y oblicuas que constituyen un ligamento denominado retináculo flexor, que transforma el canal carpal en un túnel. Por este túnel pasan tendones de los músculos flexores, nervios y vasos hacia los dedos. Los movimientos posibles a este nivel son flexión y extensión (Gloobe, 1989). La articulación del magnotrapezoide y del unciforme con el metacarpo III-IV presenta una forma considerablemente aplanada, y las superficies de articulación entre estos huesos son prácticamente idénticas, lo que hace que la movilidad entre ellos esté muy

restringida. Todas estas características hacen de ella una articulación con una libertad de movimiento enormemente limitada entre el carpo y el metacarpo III-IV, aunque no ocurre lo mismo con el radio y la ulna debido a la morfología distal de estos huesos.

Heintz (1970) describe algunas diferencias entre los huesos carpales de cérvidos y bóvidos. Afirma que estas diferencias se basan en las distintas proporciones entre los elementos mediales y laterales, estableciendo que en los bóvidos se produce una mayor reducción en los elementos laterales (piramidal y unciforme) que en los mediales (escafoides y magnotrapezoide). Aunque en este trabajo no se ha realizado

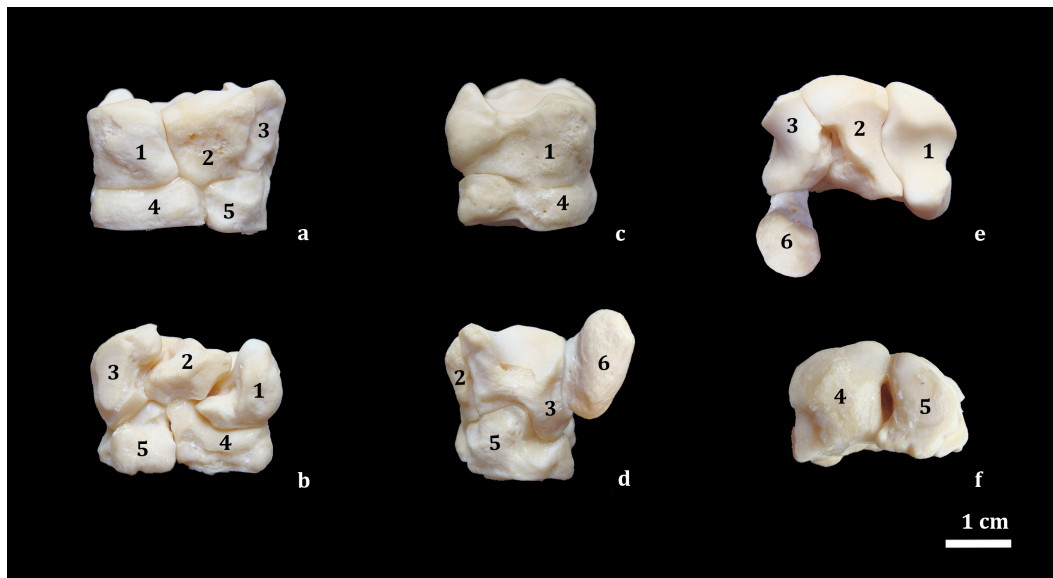


Fig. 18. Carpo izquierdo articulado. *Saiga tatarica* AMNH 2492. 1. Escafoides; 2 Semilunar; 3. Piramidal; 4. Magnotrapezoide; 5. Unciforme; 6. Pisiforme. a) vista anterior; b) vista posterior; c) vista medial; d) vista lateral; e) vista proximal; f) vista distal. El pisiforme se muestra solamente en vistas lateral y proximal.

Fig. 18. Left articulated carpus. *Saiga tatarica* AMNH 2492. 1. Scaphoid; 2 Lunate; 3. Cuneiform; 4. Magnum; 5. Unciform; 6. Pisiform. a) anterior view; b) posterior view; c) medial view; d) lateral view; e) proximal view; f) distal view. Pisiform is only shown in lateral and proximal views.

un análisis morfométrico de los huesos, en función de nuestros resultados podemos afirmar que efectivamente se observa una diferencia en el tamaño del proceso anterior del piramidal (Pr 4) entre bóvidos y cérvidos, pero no así en otros caracteres del carpo.

ESCAFOIDES

Es el hueso medial de la fila proximal. Articula lateralmente con el semilunar, proximalmente con el radio y distalmente con el magnotrapezoide. Sus superficies proximal y distal son cóncavas y en vista dorsal presenta un aspecto ligeramente sigmoidal.

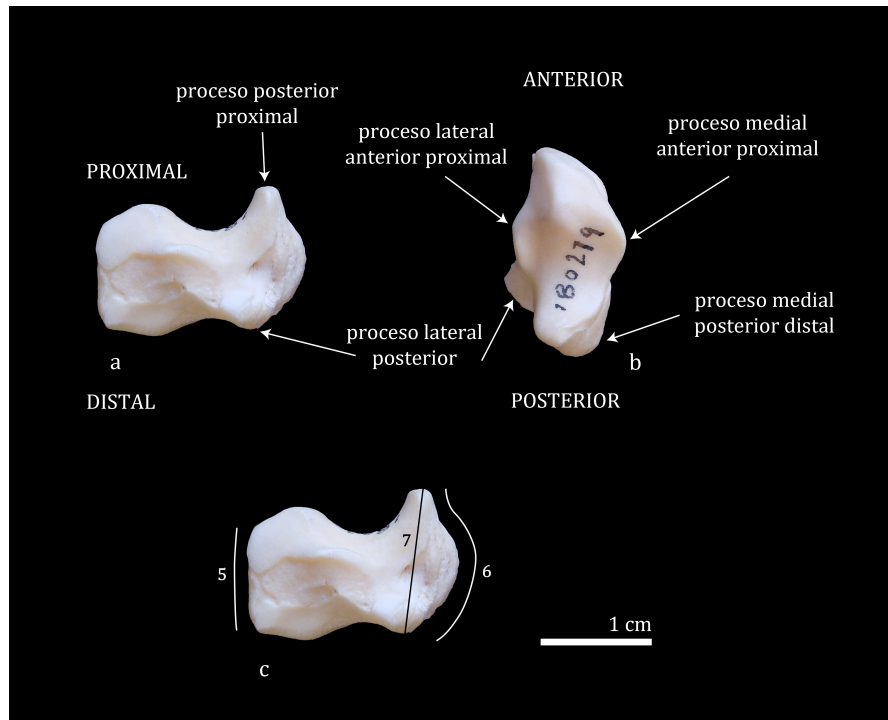


Fig. 19. Escafoides izquierdo. *Saiga tatarica* AMNH 180279. a) y c) vista lateral; b) vista proximal.

Fig. 19. Left scaphoid. Saiga tatarica AMNH 180279. a) and c) in lateral view; b) proximal view.

Se han estudiado 8 caracteres para 39 especies actuales y 4 especies fósiles:

Vista Proximal

Es 1) Tamaño del proceso lateral posterior distal

- 1 grande; puede presentar distintas morfologías
- 2 pequeño; puede estar sólo desarrollado en la parte más distal siendo estrecho dorsoventralmente

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oreotragus oreotragus*, *Muntiacus muntjak*, *Okapia johnstoni* y *Giraffa camelopardalis* (pueden presentar ambos estadios).

Es 2) Desarrollo del proceso lateral anterior proximal

- 1 poco desarrollado
- 2 desarrollado; puede no quedar al nivel de la superficie proximal sino estar situado más hacia la parte distal y su borde lateral situarse por debajo del semilunar, marcando un escalón muy definido con el proceso anterior proximal

Carácter eliminado por ambiguo en: *Giraffa camelopardalis* y *Okapia johnstoni* (pueden presentar ambos estadios).

Es 3) Tamaño del proceso medial posterior distal

- 1 grande; puede estar desarrollado sólo en alguna de sus partes, constituyendo un reborde en parte de la cara medial del escafoides
- 2 pequeño o no existe

Carácter eliminado por ambiguo en: *Gazella borbonica* y *Axis porcinus* (pueden presentar ambos estadios).

Es 4) Desarrollo del proceso medial anterior proximal

- 1 desarrollado
- 2 poco desarrollado; puede no existir puesto que el borde medial es totalmente redondeado de la parte anterior a la parte posterior

Vista Lateral

Es 5) Perfil del borde anterior

- 1 más o menos recto o ligeramente convexo
- 2 convexo

Es 6) Perfil del borde posterior

- 1 más o menos recto o ligeramente convexo
- 2 convexo

- 3 sinuoso (convexo en su parte proximal y cóncavo en su parte distal)

Es 7) Inclínación del perfil posterior

- 1 inclinado hacia la parte distal (se ensancha distalmente)
- 2 más o menos recto (se mantiene la anchura proximodistalmente)

Este carácter se considera tomando como referencia la posición del proceso posterior proximal y del proceso posterior distal.

Es 8) Proceso posterior lateral distal

- 1 poco desarrollado
- 2 desarrollado

Variables descartadas

Vista Lateral

I) Concavidad de la superficie proximal: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

II) Perfil del borde distal: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

SEMILUNAR

Es el hueso intermedio de la fila proximal y el único que presenta facetas de articulación en todas sus caras. Proximalmente articula con el radio, medialmente con el escafoides, lateralmente con el piramidal y distalmente con el magnotrapezoide y el unciforme. Al igual que el escafoides, presenta superficies proximal y distal cóncavas, aunque en general menos marcadas que éste. En vista dorsal presenta una forma más o menos rectangular, estrechándose anteroposteriormente y con una prominencia que puede estar muy desarrollada y se proyecta hacia su lado posteromedial.

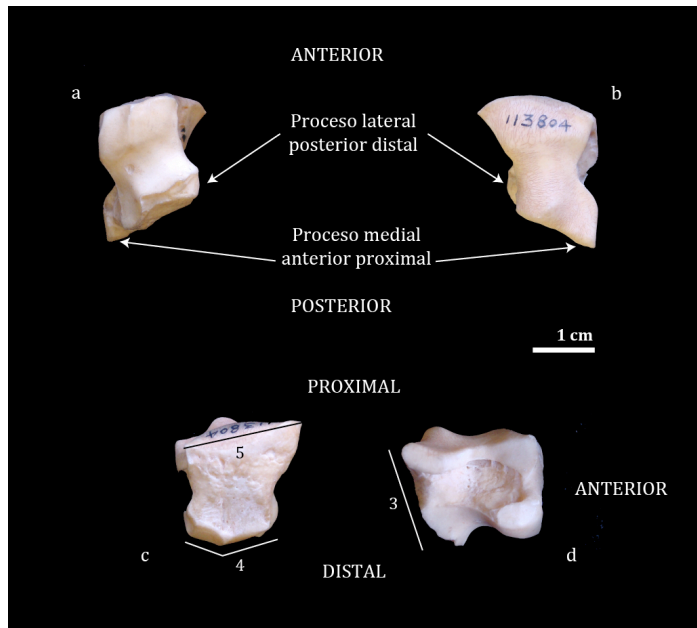


Fig. 20. Semilunar izquierdo. *Oryx dammah* AMNH 113804. a) vista distal; b) vista proximal; c) vista anterior; d) vista medial.

Fig. 20. Left lunate. *Oryx dammah* AMNH 113804. a) distal view; b) proximal view; c) anterior view; d) medial view.

Se han estudiado 5 caracteres para 38 especies actuales y 3 especies fósiles:

Vista Proximal

Sm 1) Simetría del borde anterior

- 1 más o menos simétrico
- 2 asimétrico hacia su parte lateral

Carácter eliminado por ambiguo en: *Alcelaphus buselaphus* y *Elaphodus cephalophus* (pueden presentar ambos estadios)

Este carácter hace referencia a la simetría lateromedial respecto al eje anteroposterior.

Vista Distal

Sm 2) Proceso lateral posterior distal

- 1 pequeño; puede estar proyectado hacia la parte lateral o hacia la distal
- 2 grande y prominente; puede estar proyectado hacia la parte lateral o hacia la distal

Vista Medial

Sm 3) Perfil del borde posterior

- 1 oblicuo al borde anterior, estrechándose hacia la parte distal
- 2 más o menos recto o ligeramente cóncavo
- 3 más o menos triangular; puede ser apuntado o algo redondeado

Carácter eliminado por ambiguo en: *Aepyceros melampus* (puede presentar los estadios 1 y 2) y *Axis porcinus* (puede presentar los estadios 2 y 3).

Vista Anterior

Sm 4) Morfología y desarrollo de la cresta anterior distal

- 1 en forma de V poco marcada
- 2 en forma de V marcada
- 3 como un escalón pronunciado

Carácter eliminado por ambiguo en: *Kobus leche* (puede presentar los estadios 1 y 2).

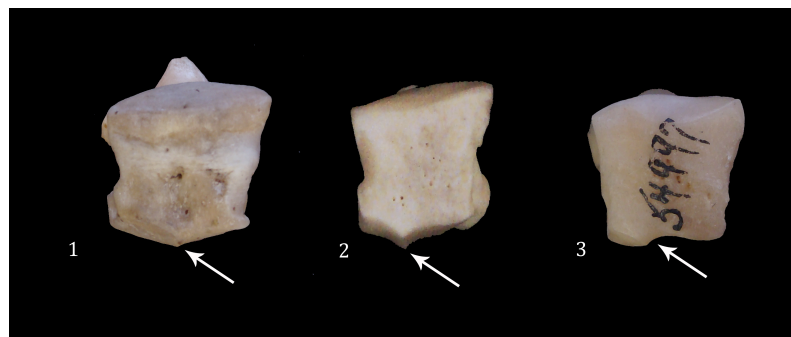


Fig. 21. Sm 4. Semilunar izquierdo. Sin escala. 1) *Alcelaphus buselaphus*; 2) *Gazella bennetti*; 3) *Tragelaphus scriptus*.

Fig. 21. Sm 4. Left lunate. Without scale. 1) *Alcelaphus buselaphus*; 2) *Gazella bennetti*; 3) *Tragelaphus scriptus*.

Sm 5) Inclinación del borde proximal

- 1 ligeramente inclinado
- 2 muy inclinado

Variables descartadas

Vista Proximal

I) Proceso medial anterior proximal: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

Vista Medial

II) Morfología del borde distal: descartada por presentar escasa variabilidad interespecífica.

PIRAMIDAL

Es el hueso lateral de la fila proximal. Articula proximalmente con las epífisis distales del radio y la ulna, medialmente con el semilunar, distalmente con el unciforme y posteriormente con el pisiforme. Su forma es la más irregular de todos los huesos que componen el carpo.

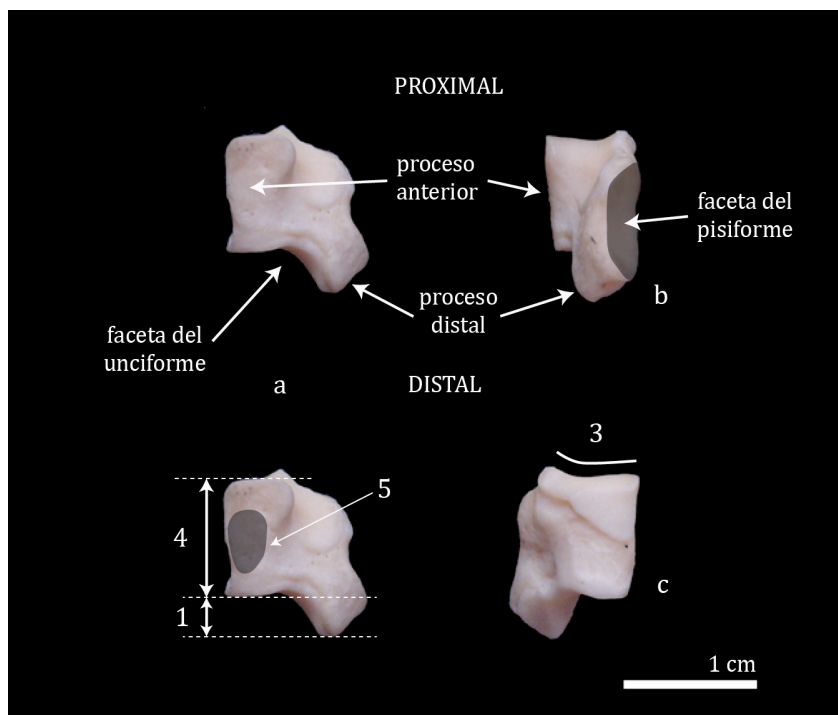


Fig. 22. Piramidal izquierdo. *Sylvicapra grimmia* AMNH 80577. a) vista antero-lateral; b) vista posterior; c) vista medial.

Fig. 22. Left cuneiform. *Sylvicapra grimmia* AMNH 80577. A) antero-lateral view; b) posterior view; c) medial view.

Se han estudiado 5 caracteres para 35 especies actuales y 2 especies fósiles:

Vista Antero-Lateral

Pr 1) Tamaño del proceso distal

- 1 largo ($\approx 1/2$ - $1/3$ de la longitud total)
- 2 corto ($\approx 1/4$ de la longitud total); puede ser ancho anteroposteriormente o estrecharse distalmente en punta

El tamaño se determina en relación a la longitud total del piramidal.

Vista Posterior

Pr 2) Orientación de la faceta del pisiforme

- 1 lateral
- 2 postero-lateral
- 3 posterior

Vista Medial

Pr 3) Simetría del borde proximal

- 1 simétrico o ligeramente asimétrico
- 2 asimétrico

Vista Anterior

Pr 4) Tamaño del proceso anterior

- 1 $\approx 1/2$ del tamaño total del piramidal
- 2 $\approx 1/3$ del tamaño total del piramidal

Pr 5) Concavidad o protuberancia en la superficie anterior del proceso anterior

- 1 poco marcada
- 2 marcada

Variables descartadas

Vista Antero-Lateral

I) Morfología de la faceta del pisiforme: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

Vista Proximal

II) Perfil anterior: descartada por presentar escasa variabilidad interespecífica.

PISIFORME

También llamado hueso accesorio del carpo, es el hueso que mayor variación morfológica interespecífica presenta entre los carpales. Esto puede deberse a que es el único que presenta una sola faceta de articulación, en su parte anterior con el piramidal, por lo que no está constreñido por otros huesos que limiten su desarrollo. Su forma es más o menos redondeada o esférica, aunque puede llegar a estar muy aplastado lateromedialmente, y su borde posterior puede doblarse en sentido

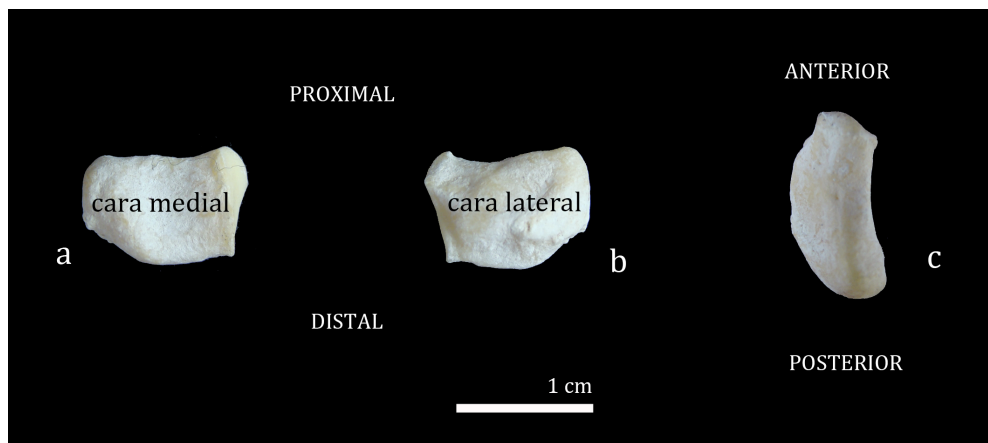


Fig. 23. Pisiforme izquierdo. *Sylvicapra grimmia* AMNH 80586. a) vista medial; b) vista lateral; c) vista proximal.

Fig. 23. Left pisiform. Sylvicapra grimmia AMNH 80586. a) medial view; b) lateral view; c) proximal view.

medial. En su parte posterior se insertan el músculo flexor del carpo (o ulnar medial), que se origina en el epicóndilo medial del húmero y en la superficie medial del olécranon (ulna), y el músculo ulnar lateral, que se origina en el epicóndilo lateral del húmero. La acción de estos músculos consiste en flexionar el lado ulnar del carpo y ayudar ligeramente en la extensión del codo, lo que le convierte en una pequeña palanca.

Se han estudiado 4 caracteres para 37 especies actuales y 2 especies fósiles:

Vista Medial

Ps 1) Forma

- 1 redondeado; puede ser ligeramente apuntado en cualquiera de sus bordes, estar ligeramente arriñonado hacia la parte proximal o presentar el borde proximal de la faceta más hacia la parte anterior que el distal
- 2 alargado anteroposteriormente; puede ser casi rectangular, presentar el borde distal apuntado dando una apariencia casi triangular o estar ligeramente arriñonado hacia la parte proximal
- 3 alargado proximodistalmente

Carácter eliminado por ambiguo en: *Litocranius walleri*, *Odocoileus virginianus* y *Axis porcinus* (no presentan una pauta morfológica concreta).

Ps 2) Orientación del eje longitudinal respecto a la vertical

- 1 eje longitudinal $\leq 45^\circ$
- 2 eje longitudinal $> 45^\circ$

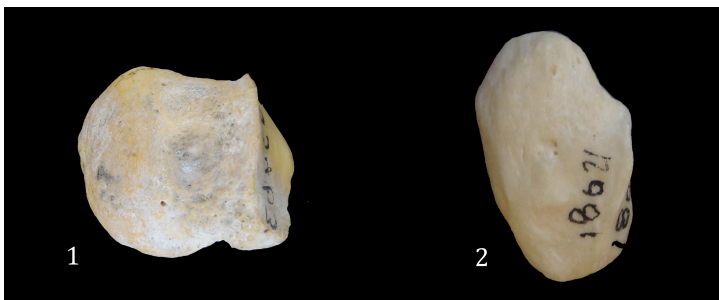


Fig. 24. Ps 2. Pisiforme izquierdo. Sin escala. 1) *Taurotragus oryx*; 2) *Saiga tatarica*.

Fig. 24. Ps 2. Left pisiform. Without scale. 1) *Taurotragus oryx*; 2) *Saiga tatarica*.

Vista Proximal

Ps 3) Forma

- 1 arriñonado o ligeramente arriñonado hacia la parte medial
- 2 en forma de guante de boxeo

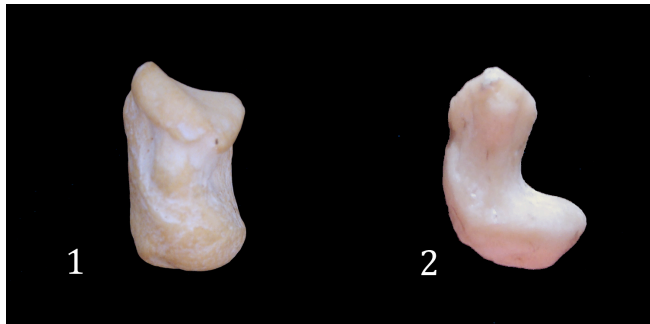


Fig. 25. Ps 3. Pisiforme izquierdo. Sin escala. 1) *Elaphurus davidianus*; 2) *Moschus moschiferus*.

Fig. 25. Ps 3. Left pisiform. Without scale. 1) *Elaphurus davidianus*; 2) *Moschus moschiferus*.

Ps 4) Anchura lateromedial

1 ancho

2 estrecho

MAGNOTRAPEZOIDE

Es el hueso medial de la fila distal y el más grande de todo el carpo. Articula proximalmente con las superficies distales del escafoides y el semilunar, y en su parte distal con la faceta medial del metacarpo III-IV. Sus superficies de articulación son en general bastante planas, sobre todo la faceta distal. Este hueso resulta de la fusión del magnum y el trapezoide. Leinders & Sondaar (1974) determinan que la fusión de los elementos carpales observada a lo largo de la historia evolutiva de los ungulados

tiene un sentido funcional, consistente en la transmisión progresiva del peso hacia los metacarpos centrales.

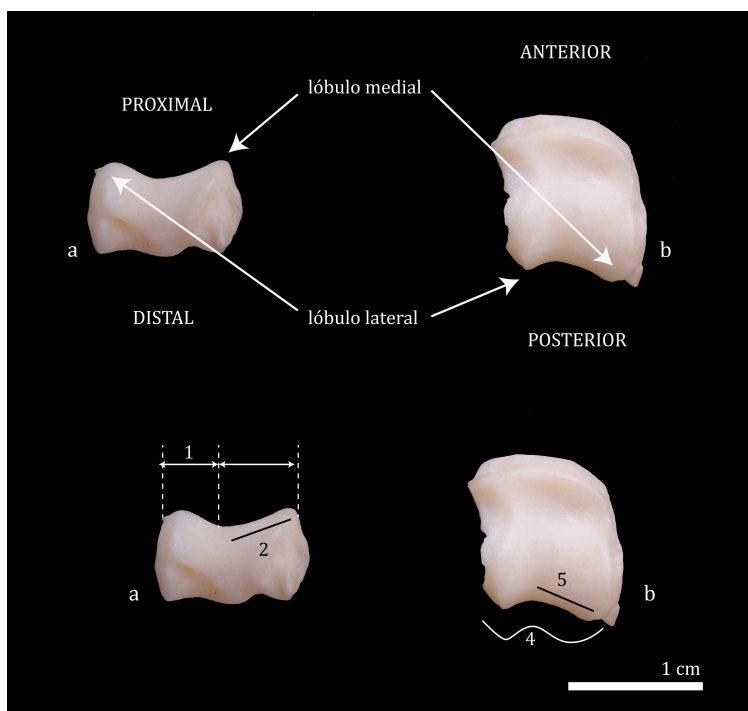


Fig. 26. Magnotrapezoide izquierdo. *Sylvicapra grimmia* AMNH 80577. a) vista posterior; b) vista proximal.

Fig. 26. Left magnum. *Sylvicapra grimmia* AMNH 80577. a) posterior view; b) proximal view.

Se han estudiado 5 caracteres para 38 especies actuales y 4 especies fósiles.

Vista Posterior

Mg 1) Tamaño del lóbulo lateral

- 1 estrecho; $\leq 1/3$ de la anchura total
- 2 ancho; $> 1/3$ de la anchura total, con la cresta bien definida lo que le da un aspecto triangular; puede no tener definido el límite medial sino ser una concavidad continua hasta la cresta que la separa de la faceta para el escafoides

El lóbulo lateral corresponde a la faceta de articulación con el semilunar.

Mg 2) Perfil proximal del lóbulo medial

- 1 más o menos horizontal
- 2 inclinado desde la parte medial hacia la parte lateral

El lóbulo medial corresponde a la faceta de articulación con el escafoides.

Vista Proximal

Mg 3) Variación de tamaño anteroposterior del lóbulo lateral

- 1 se mantiene más o menos la anchura anteroposteriormente
- 2 se estrecha anteroposteriormente

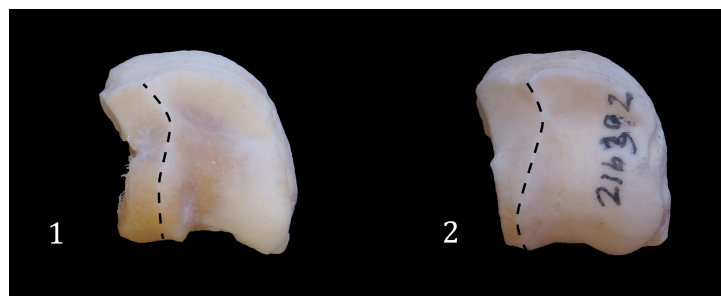


Fig. 27. Mg 3. Magnotrapezoide izquierdo. Sin escala. 1) *Rupicapra rupicapra*; 2) *Aepyceros melampus*.

*Fig. 27. Mg 3. Left magnum. Without scale. 1) *Rupicapra rupicapra*; 2) *Aepyceros melampus*.*

Mg 4) Forma del borde posterior

- 1 dos lóbulos de distinto tamaño
- 2 dos lóbulos de aproximadamente igual tamaño
- 3 no hay dos lóbulos diferenciados sino que el borde es una línea recta

Mg 5) Inclinação del borde posterior desde la parte lateral hacia la medial

- 1 más o menos al mismo nivel
- 2 inclinado hacia la parte medial

Variables descartadas

Vista Proximal

I) Tamaño del lóbulo medial respecto al lateral: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

UNCIFORME

Es el hueso lateral de la fila distal. También llamado por muchos autores “ganchudo”, articula proximalmente con el semilunar y el piramidal, y distalmente con la faceta lateral del metacarpo III-IV. Es un

hueso bastante compacto y uno de los más pequeños del carpo.

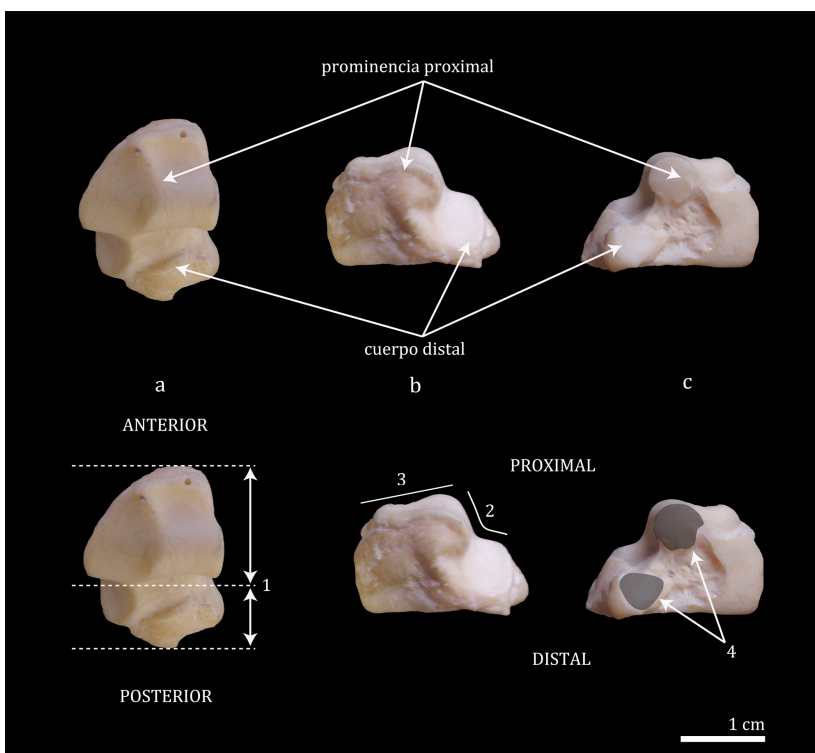


Fig. 28. Unciforme izquierdo. *Kobus leche* AMNH 99649. a) vista proximal; b) vista lateral; c) vista medial.

Fig. 28. Left unciform. *Kobus leche* AMNH 99649. a) proximal view; b) lateral view; c) medial view.

Se han estudiado 4 caracteres para 38 especies actuales y 4 especies fósiles:

Vista Proximal

Un 1) Tamaño de la parte posterior distal respecto a la anterior proximal

- 1 aproximadamente 1/2
- 2 aproximadamente 1/3
- 3 aproximadamente 1/4 o menor

Carácter eliminado por ambiguo en: *Raphicerus campestris* (1/2 ó 1/3 dependiendo de si presenta el proceso posterior distal)

Vista Lateral

Un 2) Unión entre la prominencia proximal y el cuerpo distal

- 1 unidos por un escalón con un ángulo agudo
- 2 unidos por un escalón con un ángulo recto u obtuso; pueden estar unidos por una cresta en la parte proximal, lo que hace que, en vista lateral, se vea como una concavidad muy suave

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oreotragus oreotragus* y *Tragelaphus spekei* (pueden presentar ambos estadios).

Un 3) Inclinación de la prominencia proximal

- 1 más o menos horizontal; puede ser recta o ligeramente cóncava
- 2 inclinada hacia la parte anterior; puede presentar un escalón muy pronunciado en su borde proximal o ser cóncava

Carácter eliminado por ambiguo en: *Aepyceros melampus* y *Oryx dammah* (pueden presentar ambos estadios).

Vista Medial

Un 4) Faceta de articulación posterior con el magnotrapezoide

- 1 una sola faceta continua próximo-distalmente; puede presentar forma sigmoidal, alargada, o de semicírculo con la concavidad hacia la parte antero-distal

2 separada en dos, una en la prominencia proximal y otra en el cuerpo distal

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oreotragus oreotragus*, *Aepyceros melampus*, *Antilocapra americana*, *Addax nasomaculatus*, *Oryx dammah* y *Taurotragus oryx* (pueden presentar ambos estadios); *Giraffa camelopardalis* y *Okapia johnstoni* (la familia Giraffidae sólo presenta la faceta proximal, la distal no existe).

Variables descartadas

Vista Proximal

I) Proyección de la faceta posterior de articulación con el magnotrapezoide: descartada por presentar escasa variabilidad interespecífica.

MIEMBRO POSTERIOR - TARSO

El tarso de los rumiantes, al igual que el carpo, es una articulación compuesta, de tipo sinovial y troclear, es decir, que prácticamente sólo permite el movimiento en el plano parasagital, colaborando únicamente en la flexión y la extensión del miembro posterior. La configuración de la cápsula articular se asemeja bastante a la carpiana. Los ligamentos colaterales medial y lateral cruzan el tarso, extendiéndose desde el maleolar y la porción distal de la tibia hasta los huesos metatarsianos. Asimismo, un gran número de ligamentos cortos y fuertes unen los huesos tarsianos entre sí, otorgando al conjunto una enorme cohesión. De este modo, al igual que ocurre en el carpo, la configuración del tarso restringe enormemente la eversión, limitando el movimiento esencialmente a la dorsoflexión y la flexión palmar.

Como ya se ha visto en el capítulo 1 (Introducción), la pérdida de los dedos laterales hace que en el tarso de los rumiantes se produzca una reducción en el número de elementos, ya sea por desaparición o por fusión. Se compone de 5 huesos dispuestos en tres filas: una proximal o crural, en la que se encuentran el astrágalo y el calcáneo, una central o

intertarsiana, con el cubonavicular, cuya mitad lateral se extiende hasta el metatarso III-IV, y una distal o metatarsiana, que presenta dos huesos, el ectomesocuneiforme y el entocuneiforme, que articulan igualmente con el metatarso. Estos dos últimos huesos son morfológicamente muy sencillos y presentan muy poca variación interespecífica.

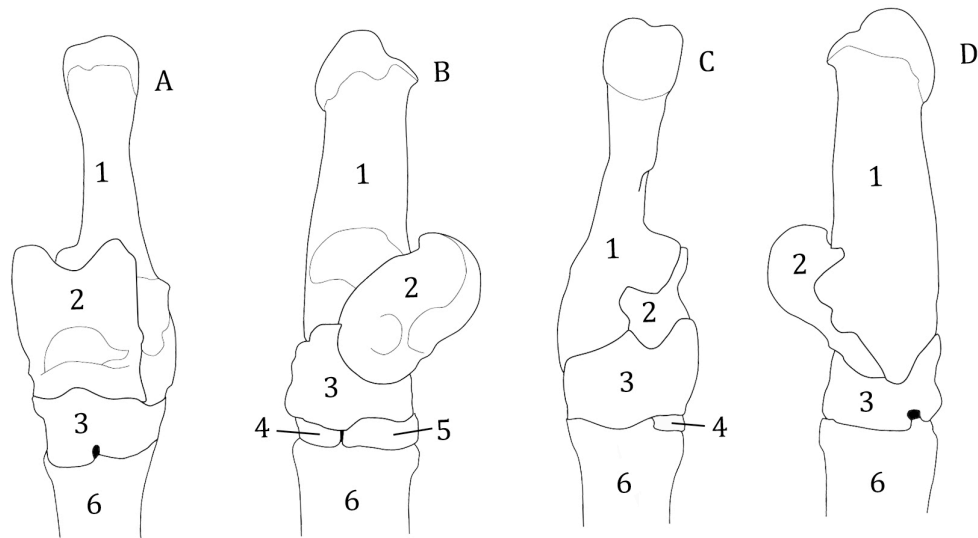


Fig. 29. Tarso izquierdo. *Cervus elaphus*. 1) Calcáneo; 2) Astrágalo; 3) Cubonavicular; 4) Entocuneiforme; 5) Ecto-mesocuneiforme; 6) Metatarso III-IV. A) vista anterior; B) vista medial; C) vista posterior; D) vista lateral (Modificado de Morcillo, 2012).

Fig. 29. Left tarsus. *Cervus elaphus*. 1) Calcaneus; 2) Astragalus; 3) Naviculocuboid; 4) Entocuneiform; 5) Ecto-mesocuneiform; 6) Metatarsal III-IV. A) anterior view; B) medial view; C) posterior view; D) lateral view (after Morcillo, 2012).

ASTRÁGALO

El astrágalo con doble polea es una de las características más significativas de los cetartiodáctilos (como se ha señalado en el Capítulo 1). Este patrón limita el movimiento del autopodio al plano vertical, permitiendo una traslación mucho más efectiva de la fuerza a través de la articulación. La tróclea tibial o proximal está profundamente surcada y se desliza anteroposteriormente por la faceta sustentacular del calcáneo. Está orientada con un ángulo respecto al eje longitudinal, denominado ángulo troclear, variable según la especie. La presencia de trócleas no alineadas es una característica primitiva entre los rumiantes (Martinez y Sudre, 1995).

Schaefer (1947) establece una clara relación entre la posición de la tróclea tibial y el movimiento del pie, indicando que cuanto mayor es el ángulo troclear, mayor es la eversión durante la dorsiflexión, lo que constituye un factor importante en la locomoción rápida de un ungulado o de un carnívoro con patas largas.

Se articula con el calcáneo además por otras dos facetas, una medial, la faceta astrágalo-calcaneal, y otra posteromedial, la faceta astragalar-distal.

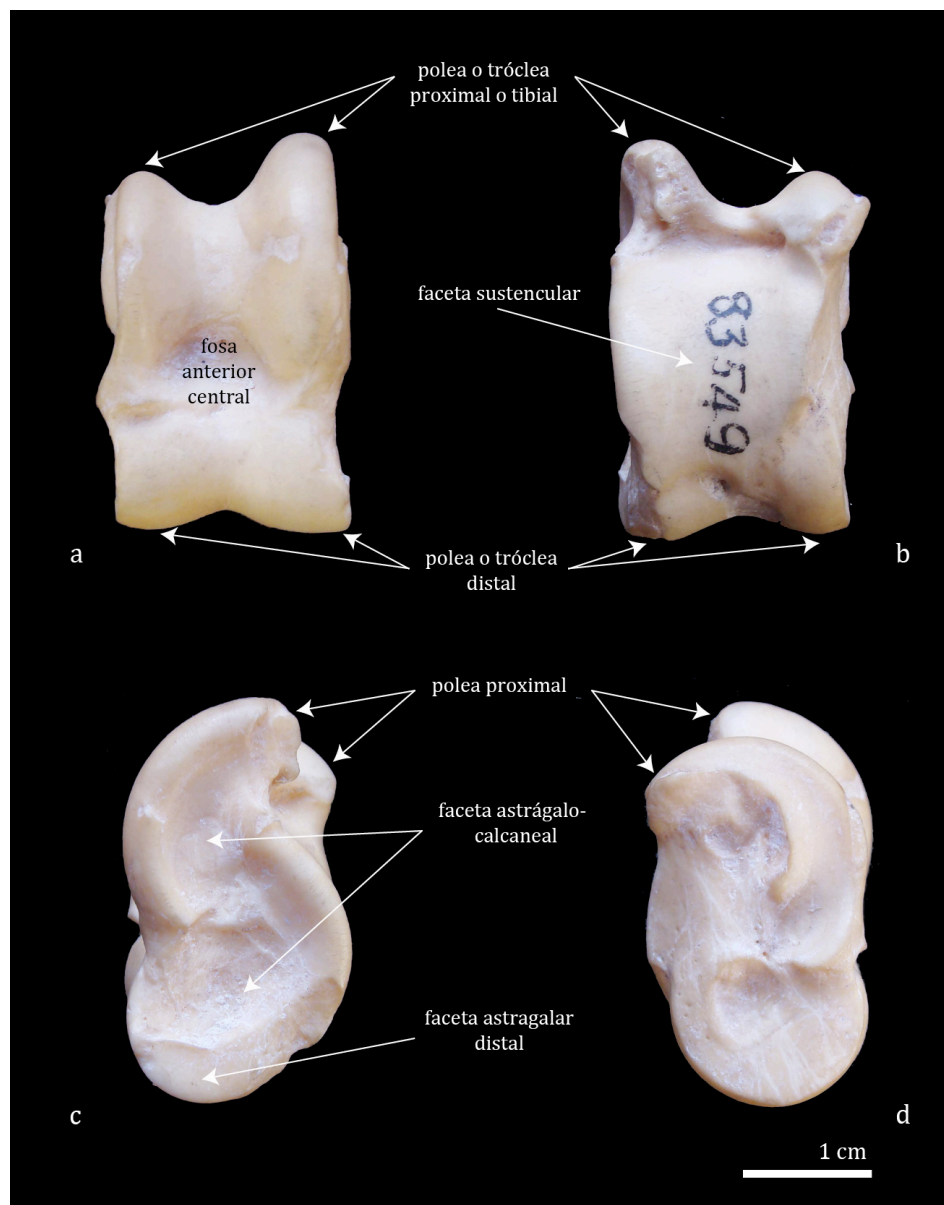


Fig. 30. Astrágalo izquierdo en el que se muestran las distintas partes del hueso. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista anterior; b) vista posterior; c) vista lateral; d) vista medial.

Fig. 30. Left astragalus showing the different parts. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) anterior view; b) posterior view; c) lateral view; d) medial view.

El astrágalo es uno de los huesos del esqueleto postcraneal que más frecuentemente se encuentra en el registro fósil debido a su forma robusta y a su estructura compacta, que lo hace menos vulnerable a la fragmentación que otros elementos esqueléticos, por lo que es perfecto para estudios como el que nos ocupa.

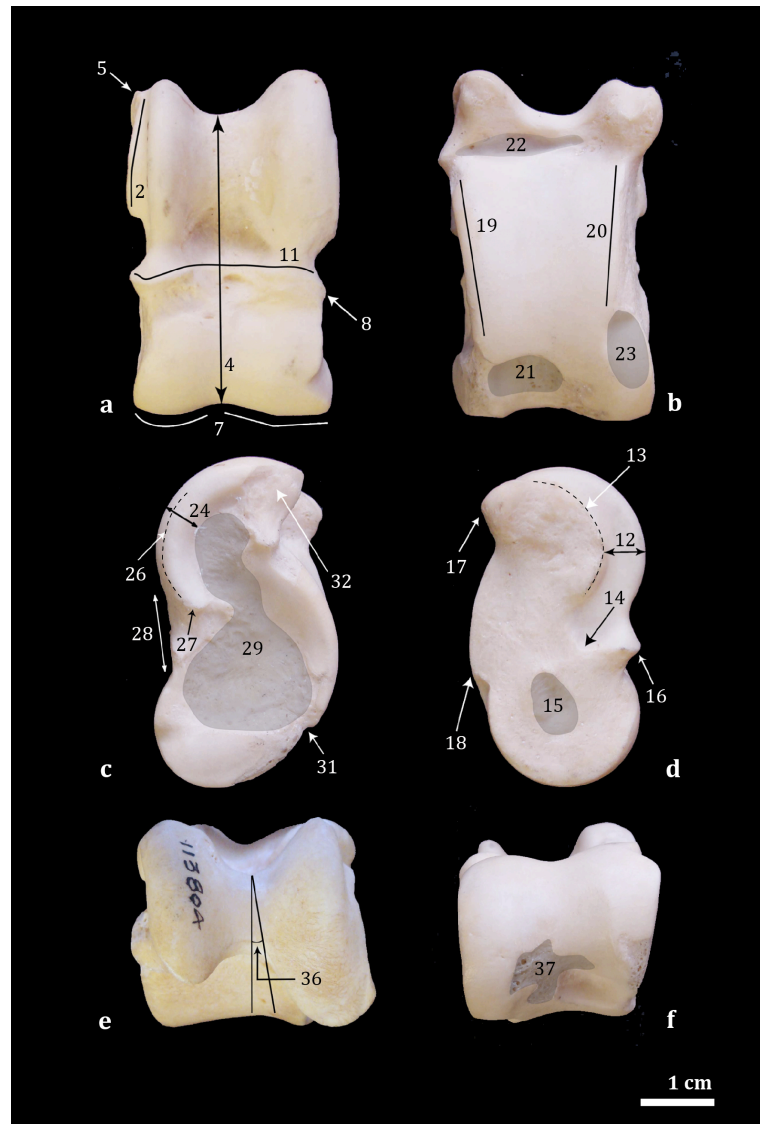


Fig. 31. Astrágalo izquierdo en el que se muestran algunos de los caracteres morfológicos estudiados. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista anterior; b) vista posterior; c) vista lateral; d) vista medial; e) vista proximal; f) vista distal

Fig. 31. Left astragalus showing some of the studied morphological characters. Antidorcas marsupialis AMNH 83549. a) anterior view; b) posterior view; c) lateral view; d) medial view; e) proximal view; f) distal view.

Se han estudiado un total de 37 caracteres para 36 especies actuales y 7 especies fósiles:

Vista Anterior

As 1) Anchura de la polea distal respecto a la polea proximal

- 1 ligeramente más ancha la polea distal que la proximal
- 2 aproximadamente del mismo tamaño
- 3 ligeramente más estrecha la polea distal que la proximal

As 2) Desarrollo del proceso medial proximal (\approx #79 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 desarrollado y recto; puede estrecharse hacia su parte proximal o distal o presentar una muesca aproximadamente hacia la mitad
- 2 no existe o poco desarrollado y recto; puede estrecharse hacia su parte proximal o distal, ser simplemente un pico que sobresale o presentar una muesca muy ancha en su mitad

Este carácter es similar al de DeGusta & Vrba (2005b), aunque la codificación de los estadios es distinta por considerar la suya poco comprensible.

As 3) Simetría longitudinal

- 1 muy asimétrico, con la mitad lateral más grande que la medial
- 2 ligeramente asimétrico, con la mitad lateral más grande que la medial

As 4) Ángulo troclear (#1 Hussain et al., 1983)

- 1 eje axial más o menos vertical
- 2 eje axial inclinado en su parte proximal

Este carácter no se ha medido como un ángulo en sí mismo, sino como la inclinación que presenta el eje longitudinal del astrágalo respecto a un eje vertical.

As 5) Desarrollo del proceso medial anterior

- 1 no existe o muy poco desarrollado; puede ser apuntado o romo
- 2 desarrollado y apuntado

Carácter eliminado por ambiguo en: *Sylvicapra grimmia*, *Alces alces* y *Okapia johnstoni* (pueden presentar ambos estadios).

As 6) Diferencia de anchura entre los cóndilos de la polea distal

- 1 aproximadamente del mismo tamaño o ligeramente asimétrico, con el cóndilo medial más estrecho que el lateral
- 2 asimétrico, con el cóndilo medial más estrecho

As 7) Diferencia de morfología entre los cóndilos de la polea distal (≈#3 Hussain et al., 1983)

- 1 ambos cóndilos son más o menos redondeados
- 2 cóndilo medial redondeado mientras que el lateral es entre ligeramente y muy anguloso
- 3 ambos cóndilos son angulosos

Carácter eliminado por ambiguo en: *Gazella bennetti*, *Gazellospira torticornis* y *Leptobos elatus* (pueden presentar los estadios 1 y 2).

Este carácter es equiparable a la variable tomada por Hussain et al. (1983) ("sagittal ridge on the distal trochlea"), ya que cuanto más afilada sea la cresta, más anguloso va a ser el cóndilo lateral. Estos autores, así como Martínez & Sudre (1995), relacionan las crestas afiladas con cuboides y naviculares no fusionados. Puesto que todos los rumiantes presentan estos huesos fusionados, en este caso un cóndilo muy anguloso corresponderá a una cresta marcada en la faceta proximal del cubonavicular.

As 8) Desarrollo del proceso lateral anterior (≈#2 Hussain et al., 1983)

- 1 no existe o poco desarrollado; puede ser apuntado o redondeado
- 2 desarrollado y apuntado; puede ser bastante ancho

Aunque no se trata exactamente de la misma variable que la tomada por Hussain et al. (1983), el estadio 1 puede asimilarse al definido por estos como “U-shaped incurvation between proximal and distal throclea on the lateral side”.

As 9) Tamaño de la fosa anterior central

- 1 grande
- 2 pequeña

Carácter eliminado por ambiguo en: *Okapia johnstoni* (presenta dos morfologías distintas: la mitad de la muestra estudiada presenta esta fosa bastante ancha lateromedialmente, casi rectangular, mientras que la otra mitad la presenta más pequeña y ovalada).

En esta fosa tiene su origen el tendón del músculo extensor digital corto, que se inserta en el extensor digital largo llegando así a la falange distal, y cuya acción consiste en extender los dedos.

As 10) Profundidad de la fosa central anterior (#22 Gentry, 1970; #59 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 poco profunda
- 2 profunda

Carácter eliminado por ambiguo en: *Okapia johnstoni* (presenta dos morfologías distintas: en la mitad de la muestra – los que presentan la fosa grande – es poco profunda, sobre todo hacia la parte proximal, mientras que en la otra mitad se hace más profunda hacia la parte lateral).

As 11) Desarrollo de la cresta anterior central

- 1 poco desarrollada, con su borde medial más pronunciado; puede estar poco desarrollada en su parte central y lateral, pero muy desarrollada en su borde medial
- 2 inexistente o prácticamente sólo desarrollada ligeramente en sus bordes medial y lateral

Vista Medial

As 12) Anchura del surco anterior proximal

- 1 ancho
- 2 estrecho o inapreciable

As 13) Desarrollo de la cresta del surco anterior proximal (#23 Gentry, 1970; #10 Hussain et al., 1983; #60 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 cresta desarrollada
- 2 cresta no desarrollada

Carácter eliminado por ambiguo en: *Eucladoceros senezensis* (puede presentar ambos estadios en función de lo desarrollada que esté su cresta posterior, que puede estarlo mucho o poco).

Desdoblamos la variable de DeGusta & Vrba (2205b) "Deep grooves and ridges on the medial side" en los caracteres #13, #14 y #15 para un análisis más exhaustivo.

As 14) Faceta de articulación del surco anterior proximal (#23 Gentry, 1970; #11 Hussain et al., 1983; #60 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 bien definida; puede ser muy profunda en su parte distal
- 2 poco definida; puede hacerse más profunda en su parte distal

Este carácter se corresponde con el definido por Hussain et al. (1983) como "tibial stop facet", nombre que pone de manifiesto su función mecánica ya que determina el límite anterior de movimiento de la tibia en el plano parasagital.

As 15) Marca de inserción medial distal (#23 Gentry, 1970; #60 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 protuberancia redonda y grande; puede estar más abultada en cualquiera de sus bordes; puede presentar una pequeña fosa redonda profunda o poco profunda en su interior

- 2 puede ser una ligera concavidad alargada o redondeada, una concavidad redonda que puede presentar una pequeña fosa más profunda o una cresta semicircular marcada en su parte anterior que deja una concavidad hacia la parte posterior

As 16) Desarrollo del proceso medial anterior central

- 1 desarrollado y prominente, puede ser apuntado o redondeado
- 2 inexistente o poco desarrollado, como un pequeño pico o pequeño escalón; puede ser apuntado o redondeado

Carácter eliminado por ambiguo en: *Alcelaphus buselaphus*, *Tragelaphus spekei*, *Taurotragus oryx*, *Muntiacus muntjak*, *Alces alces*, *Axis porcinus* y *Croizetoceros ramosus* (pueden presentar ambos estadios).

As 17) Desarrollo del proceso posterior proximal (#80 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 desarrollado; puede ser apuntado o redondeado
- 2 inexistente o poco desarrollado, como un pequeño pico o un pequeño escalón

Carácter eliminado por ambiguo en: *Tragelaphus scriptus*, *Taurotragus oryx*, *Odocoileus virginianus*, *Axis porcinus*, *Alcelaphus buselaphus* y *Hyemoschus aquaticus* (pueden presentar ambos estadios).

Aunque la definición de los estadios no es exacta, se puede comparar el estadio 1 y 2 definidos aquí con el estadio 1 y 2 de DeGusta & Vrba (2005b) respectivamente.

As 18) Desarrollo del proceso posterior central

- 1 desarrollado; puede ser apuntado o redondeado
- 2 prácticamente inexistente o poco desarrollado, como un pequeño pico o un pequeño escalón

Vista Posterior

As 19) Borde lateral de la faceta sustentacular

- 1 se estrecha sensible o ligeramente hacia la parte distal
- 2 se mantiene más o menos recto y vertical longitudinalmente

As 20) Diferencia de tamaño entre los cóndilos de la polea proximal

- 1 cóndilo lateral mucho más alto que el medial
- 2 cóndilo lateral algo más alto que el medial

As 21) Fosa distal posterior (#78 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 marcada y profunda
- 2 poco profunda aunque puede ser ancha; puede presentar un foramen profundo aunque pequeño en el centro, justo en el eje axial de la polea

Carácter eliminado por ambiguo en: *Axis porcinus*, *Giraffa camelopardalis*, *Litocranius walleri* y *Elaphodus cephalophus* (pueden presentar ambos estadios).

As 22) Fosa proximal

- 1 marcada; puede hacerse más profunda hacia la parte lateral
- 2 poco marcada (puede hacerse más profunda hacia la parte lateral) o sólo apreciable en su mitad lateral (puede ser profunda o poco profunda)

As 23) Faceta de articulación con el proceso medial del cubonavicular (~#8 Hussain et al., 1983)

- 1 marcada en su parte proximal, en forma de V o V truncada, con la abertura hacia la parte distal y muy ancha, aunque se suaviza mucho hacia la parte distal
- 2 poco marcada, en forma de V o V truncada, con la abertura hacia la parte distal

Carácter eliminado por ambiguo en: *Sylvicapra grimmia*, *Tragelaphus scriptus*, *Axis porcinus* y *Odocoileus virginianus* (pueden presentar ambos estadios).

Este carácter toma sólo parte del carácter #8 de Hussain et al (1983), la que corresponde a la morfología de la faceta del cubonaviclar en el cóndilo medial.

Vista Lateral

As 24) Anchura de la cresta anterior del cóndilo proximal

- 1 estrecha
- 2 ancha

As 25) Desarrollo de la cresta anterior del cóndilo proximal

- 1 marcada
- 2 poco marcada

As 26) Afilamiento de la cresta anterior del cóndilo proximal

- 1 en su mitad posterior presenta una cresta más estrecha y afilada
- 2 no presenta una cresta más estrecha

As 27) Límite distal de la cresta anterior del cóndilo proximal

- 1 acaba abruptamente en un escalón al empezar la concavidad anterior
- 2 no acaba abruptamente en un escalón al empezar la concavidad anterior

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oreotragus oreotragus*, *Gazella bennetti*, *Raphicerus campestris*, *Litocranius walleri*, *Muntiacus muntjak*, *Odocoileus virginianus*, *Axis porcinus*, *Giraffa camelopardalis*, *Hydropotes inermis* y *Gazella borbonica* (pueden presentar ambos estadios).

Este carácter marca el contacto entre la faceta fibular del calcáneo y el astrágalo.

As 28) Desarrollo de la concavidad anterior

- 1 marcada; puede presentar un pico en el centro
- 2 poco marcada; puede presentar un pico en el centro
- 3 no existe, en su lugar hay un recrecimiento de borde recto

As 29) Faceta astrágalo-calcaneal

- 1 continua desde su parte proximal a la distal y profunda
- 2 discontinua

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oreotragus oreotragus* (puede presentar ambos estadios)

As 30) Diferencia entre la porción proximal y la distal de la faceta astrágalo-calcaneal

- 1 porción proximal más profunda
- 2 porción distal más profunda

As 31) Perfil del borde posterior distal

- 1 en línea con la polea
- 2 hay un escalón o surco ancho
- 3 hay un pequeño escalón o surco

Carácter eliminado por ambiguo en: *Tragelaphus scriptus*, *Raphicerus campestris* y *Tragelaphus spekei* (pueden presentar los estadios 1 y 2), *Kobus leche* (puede presentar los estadios 1 y 3), *Elaphodus cephalophus* y *Axis porcinus* (pueden presentar los estadios 2 y 3), *Oreotragus oreotragus* (puede presentar cualquiera de los tres estadios).

As 32) Tamaño del proceso lateral posterior de la polea proximal

- 1 grande; puede ser apuntado o romo y ancho
- 2 pequeño y apuntado

As 33) Proyección del proceso lateral posterior de la polea proximal

- 1 se proyecta hacia la parte posterior
- 2 no se proyecta hacia la parte posterior sino que se mantiene bastante erguido, hacia la parte anterior de la faceta posterior del astrágalo

Vista Proximal

As 34) Simetría lateromedial de la polea proximal en su borde anterior

- 1 asimétrica, cóndilo lateral más ancho que el medial
- 2 bastante simétrica, cóndilos aproximadamente del mismo grosor

As 35) Simetría anteroposterior de la polea proximal en su borde posterior

- 1 cóndilo medial mucho más largo que el lateral
- 2 cóndilo medial más largo que el lateral

As 36) Ángulo de inclinación polea proximal respecto al eje axial

- 1 $< 15^\circ$
- 2 $\geq 15^\circ$

Vista Distal

As 37) Desarrollo de la fosa distal

- 1 muy marcada como parte de la fosa distal, grande y rugosa; puede estar muy marcada sólo en su parte posterior
- 2 poco marcada como una rugosidad suave o una concavidad redondeada; puede ser independiente de la fosa distal en vista posterior, aunque en contacto con ésta

Variables descartadas

Vista Medial

I) Fosa medial proximal: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

CALCÁNEO

El calcáneo es el mayor de los huesos del tarso. Se coloca en una posición posterolateral respecto al astrágalo y soporta el movimiento de rotación anteroposterior de éste, lo que consigue gracias al movimiento paralelo de las tres facetas de articulación entre ambos (faceta sustentacular, faceta astrágalo-calcaneal y faceta astragalar-distal). Está provisto de una apófisis comprimida lateromedialmente que se proyecta en dirección proximal, denominada tuber calcáneo. Éste posee en su extremo proximal una eminencia ósea bien desarrollada y generalmente bilobulada, que sirve como inserción a varios músculos: 1) gastrocnemio, que tiene su origen en las crestas supracondilares lateral y medial del

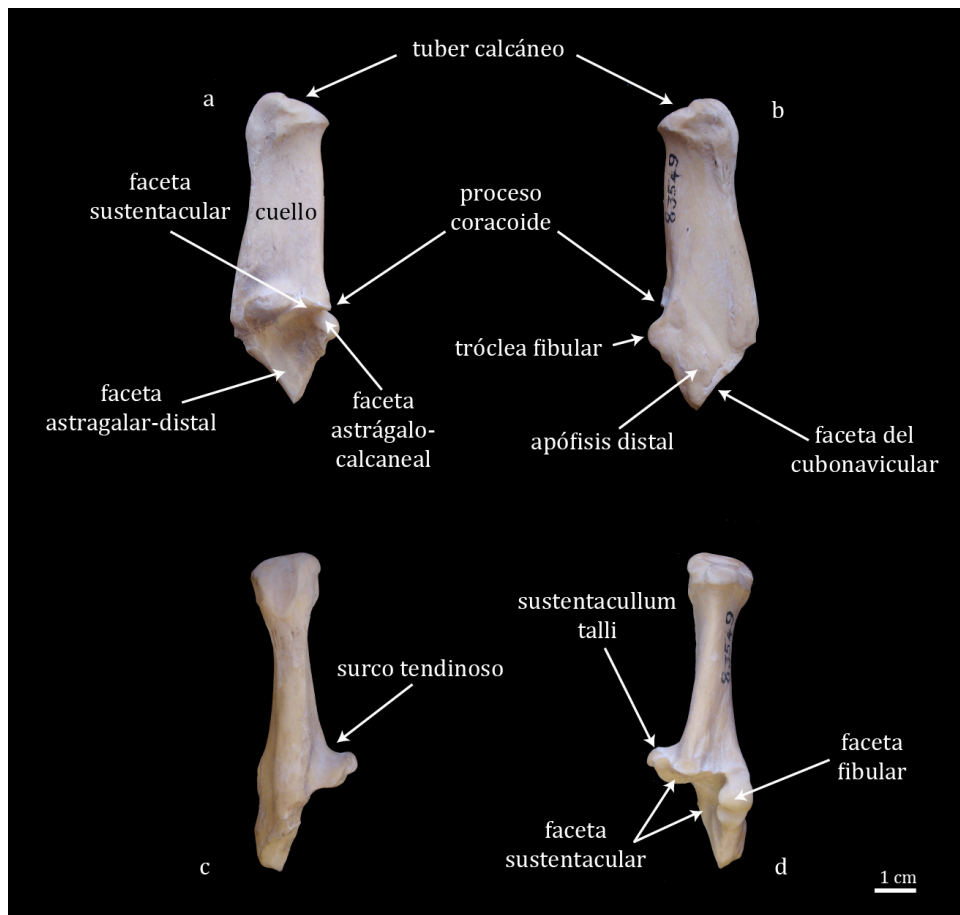


Fig. 32. Calcáneo izquierdo en el que se muestran las distintas partes del hueso. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista medial; b) vista lateral; c) vista posterior; d) vista anterior.

Fig. 32. Left calcaneus showing the different parts. Antidorcas marsupialis AMNH 83549. a) medial view; b) lateral view; c) posterior view; d) anterior view.

fémur; II) sóleo, cuyo tendón forma la rama cuyo tendón forma la rama principal del tendón de Aquiles; III) gluteobíceps, formado por dos porciones que se originan en el sacro y que se insertan en la patela y en la tibia, y mediante un tendón largo, en la tuberosidad del calcáneo y IV) semitendinoso, que se origina en la tuberosidad isquiática y se inserta también en el extremo distal de la tibia. El conjunto de los dos primeros recibe el nombre de tríceps sural y tienen como función flexionar la rodilla y extender el tarso, mientras que los dos últimos actúan como extensores de la cadera, abductores del miembro flexor de la rodilla y extensores del tarso, según las porciones de los músculos que trabajen. En la cara medial del calcáneo se destaca una protuberancia, el *sustentaculum tali*, que constituye un punto de apoyo para el astrágalo y canaliza los músculos flexor digital profundo y flexor digital superficial, que forman fuertes tendones a su paso por el tarso. Posee asimismo una apófisis distal de forma apuntada que rodea al astrágalo por su cara lateral y que presenta una faceta de articulación con el cubonaviclar más o menos cóncava.

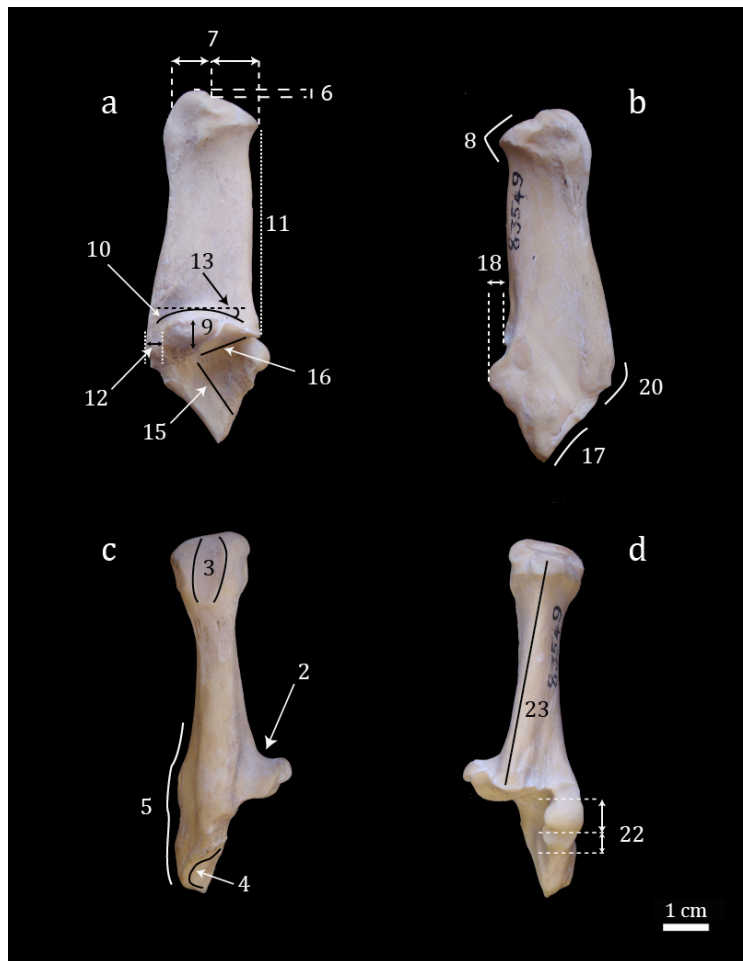


Fig. 33. Calcáneo izquierdo en el que se muestran algunas de las variables morfológicas estudiadas. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista medial; b) vista lateral; c) vista posterior; d) vista anterior.

Fig. 33. Left calcaneus showing some of the studied morphological characters. Antidorcas marsupialis AMNH 83549. a) medial view; b) lateral view; c) posterior view; d) anterior view.

Se han estudiado 23 caracteres para 41 especies actuales y 6 especies fósiles:

Vista Posterior

Cc 1) Engrosamiento del cuello a lo largo del eje longitudinal

1 se engrosa ligeramente a lo largo de todo el cuello en su borde medial, en ambos bordes o en el tuber y en el cuello hasta más o menos la mitad

2 se engrosa notablemente; puede ser grueso en el cuello en ambos bordes, en el borde medial hasta más o menos la mitad, en el tuber y en el cuello en ambos bordes hasta más o menos la mitad, en el tuber y en el borde medial hasta más o menos la mitad o muy grueso en su parte medial en aproximadamente 2/3 del cuello

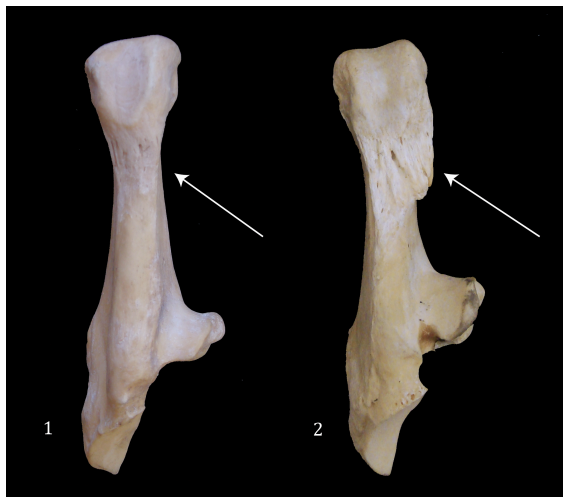


Fig. 34. Cc 1. Calcáneo izquierdo. Sin escala. 1) *Antidorcas marsupialis*; 2) *Tragelaphus scriptus*.

Fig. 34. Cc 1. Left calcaneus. Without scale. 1) *Antidorcas marsupialis*; 2) *Tragelaphus scriptus*.

Cc 2) Surco tendinoso (Heintz, 1970)

1 no existe o poco marcado

2 marcado

En este surco se aloja el tendón del músculo flexor digital lateral, que tiene su origen en la tibia y cuya acción consiste en flexionar los dedos.

Cc 3) Surco del tuber calcáneo (Heintz, 1970)

1 poco marcado

- 2 marcado; puede estar muy marcado en el tuber y a lo largo del cuello

Cc 4) Curvatura de la faceta de articulación con el cubonavicular (Heintz, 1970)

- 1 curvada hacia la parte medial en su parte proximal
- 2 ligeramente curvada hacia la parte medial en su parte proximal

Cc 5) Forma del borde lateral del cuerpo

- 1 ligeramente convexo, apenas se engrosa
- 2 se engrosa bastante, sobre todo en la parte más distal de la apófisis o en su parte lateral anterior, hacia la mitad

Vista Medial

Cc 6) Relación de altura entre los lóbulos del tuber calcáneo

- 1 el posterior está ligeramente más elevado que el anterior
- 2 el posterior está sensiblemente más elevado que el anterior

Carácter eliminado por ambiguo en: *Gazella bennetti*, *Antidorcas marsupialis*, *Tragelaphus scriptus*, *Taurotragus oryx* y *Antilocapra americana* (pueden presentar ambos estadios).

Cc 7) Relación de anchura anteroposterior entre los lóbulos del tuber calcáneo

- 1 lóbulo posterior más grande
- 2 lóbulo más o menos del mismo tamaño
- 3 lóbulo posterior más pequeño

Cc 8) Desarrollo del pico anterior del tuber calcáneo

- 1 desarrollado
- 2 prácticamente inexistente o poco desarrollado

Cc 9) Anchura proximodistal del *sustentaculum tali*

- 1 ancho

2 estrecho

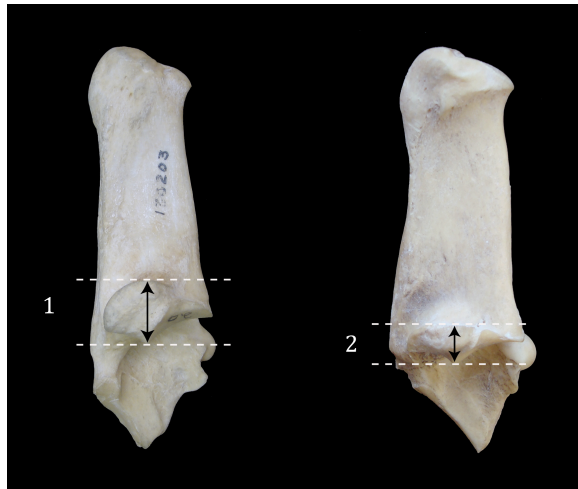


Fig. 35. Cc 9. Calcáneo izquierdo. Sin escala. 1) *Odocoileus virginianus*; 2) *Antidorcas marsupialis*.

Fig. 35. Cc 9. Left calcaneus. Without scale. 1) *Odocoileus virginianus*; 2) *Antidorcas marsupialis*.

Cc 10) Perfil proximal del *sustentaculum tali*

1 redondeado

2 alargado

Carácter eliminado por ambiguo en: *Gazellospira torticornis* (puede presentar ambos estadios).

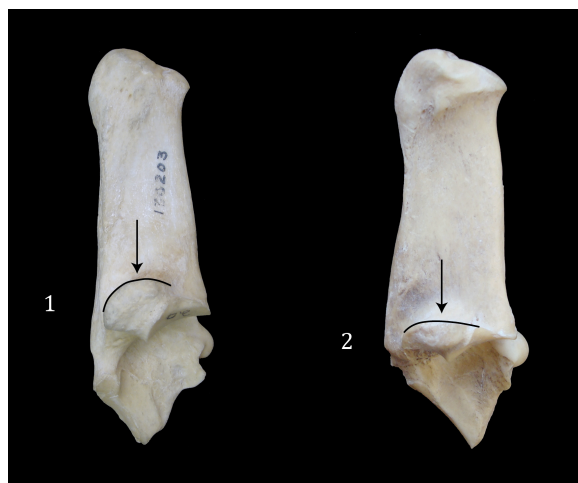


Fig. 36. Cc 10. Calcáneo izquierdo. Sin escala. 1) *Odocoileus virginianus*; 2) *Antidorcas marsupialis*.

Fig. 36. Cc 9. Left calcaneus. Without scale. 1) *Odocoileus virginianus*; 2) *Antidorcas marsupialis*.

Cc 11) Límite anterior del proceso coracoide

1 termina aproximadamente en línea con la parte anterior del lóbulo posterior del tuber

2 termina anteriormente a la parte anterior del lóbulo posterior del tuber

3 termina posteriormente a la parte anterior del lóbulo posterior del tuber

Cc 12) Límite del ángulo posterior proximal del *sustentaculum tali*

- 1 llega claramente al borde posterior del calcáneo
- 2 no llega al borde posterior del calcáneo



Fig. 37. Cc 12. Calcáneo izquierdo. Sin escala. 1) *Oryx dammah*; 2) *Odocoileus virginianus*.

Fig. 37. Cc 12. Left calcaneus. Without scale. 1) *Oryx dammah*; 2) *Odocoileus virginianus*.

Cc 13) Inclinación del borde proximal del *sustentaculum tali*

- 1 más o menos horizontal o ligeramente inclinado hacia la parte posterior
- 2 inclinado hacia la parte posterior; puede estar muy inclinado, casi vertical

Carácter eliminado por ambiguo en: *Aepyceros melampus*, *Sylvicapra grimmia*, *Rupicapra rupicapra*, *Odocoileus virginianus*, *Elaphodus cephalophus*, *Alces alces*, *Axis porcinus*, *Elaphurus davidianus*, *Hidropotes inermis* y *Croizetoceros ramosus* de Saint-Vallier (pueden presentar ambos estadios).

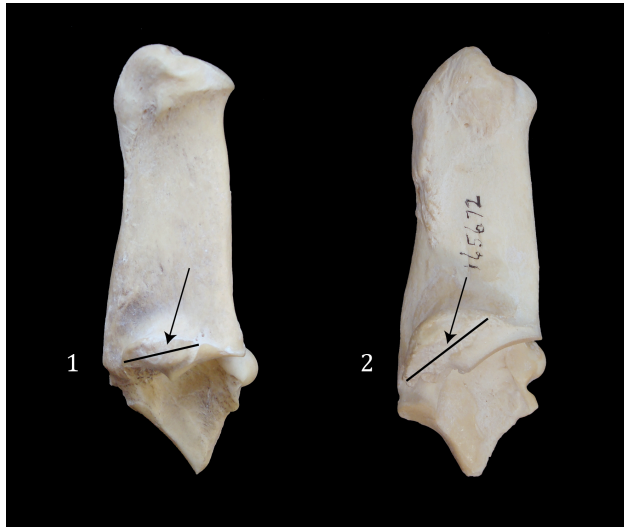


Fig. 38. Cc 13. Calcáneo izquierdo. Sin escala. 1) *Antidorcas marsupialis*; 2) *Elaphurus davidianus*.

Fig. 38. Cc 13. Left calcaneus. Without scale. 1) *Antidorcas marsupialis*; 2) *Elaphurus davidianus*.

Cc 14) Paralelismo de los bordes anterior y posterior del cuello (Heintz, 1970)

- 1 cónico o ligeramente cónico, ensanchándose hacia la parte distal
- 2 más o menos paralelos proximodistalmente

Cc 15) Inclinação de la faceta astragalar distal (Heintz, 1970)

- 1 más o menos paralela
- 2 oblicua

Carácter eliminado por ambiguo en: *Pudu puda* (puede presentar ambos estadios).

Este carácter es comparable a la variable tomada por Heintz (1970) ("fac. astragaliennae") y se considera respecto al borde anterior del cuello del calcáneo

Cc 16) Ángulo de inclinación de la faceta sustentacular del calcáneo

- 1 $\leq 30^\circ$
- 2 $> 30^\circ$

Tomado respecto a la horizontal en posición anatómica.

Vista Lateral

Cc 17) Perfil distal de la faceta de articulación con el cubonavicular en la apófisis distal

- 1 cóncava; el extremo distal de la apófisis puede ser apuntado o romo
- 2 ligeramente cóncava; el extremo distal de la apófisis puede ser apuntado o romo
- 3 recta; puede curvarse hacia la parte posterior en su punta distal

Cc 18) Tamaño de la tróclea fibular

- 1 prominente, se proyecta más allá del proceso coracoide
- 2 poco prominente; más o menos en línea con el proceso coracoide; puede presentar un pequeño escalón donde se une con la apófisis distal

Cc 19) Tamaño del proceso coracoide

- 1 poco prominente (no se ve en vista lateral)
- 2 prominente (se ve en vista lateral)
- 3 muy prominente (se ve claramente en vista lateral)

Cc 20) Borde posterior entre el cuello y la apófisis

- 1 el borde es recto o ligeramente convexo y anguloso respecto a la apófisis; puede haber un escalón entre ambos
- 2 el borde es convexo; la faceta se proyecta ligeramente hacia la parte posterior o anterior, dando lugar a una pequeña protuberancia redondeada o angulosa o a un escalón

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oryx dammah* (puede presentar ambos estadios).

Cc 21) Tamaño de la apófisis distal respecto a la longitud total del calcáneo

- 1 grande: $\geq 1/4$
- 2 pequeña: $< 1/4$

Vista Anterior

Cc 22) Diferencia de longitud entre la faceta fibular y la parte distal de la apófisis

- 1 más o menos del mismo tamaño
- 2 faceta fibular sensiblemente más corta

La faceta fibular corresponde a la faceta de articulación con el maleolar.

Cc 23) Orientación del eje anterior del cuello

- 1 $< 15^\circ$
- 2 $\geq 15^\circ$

Tomado respecto a la vertical en posición anatómica.

Variables descartadas

Vista Posterior

I) Forma y simetría del tuber calcáneo: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

II) Morfología del *sustentaculum tali* con la faceta de articulación del cubonavicular: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

CUBONAVICULAR

Formado por la fusión de los huesos cuboides y navicular. El cubonavicular articula proximalmente con el astrágalo y el calcáneo, y distalmente con el ectomesocuneiforme, el entocuneiforme y el metatarso III-IV. Presenta en su superficie dorsal dos concavidades, separadas por una cresta suave, que albergan la tróclea distal del astrágalo, confinando su movimiento y limitando desplazamientos lateromediales. Presenta asimismo en su lado lateral una faceta alargada y ligeramente convexa que articula con el calcáneo y delimita el movimiento de éste durante la flexión.

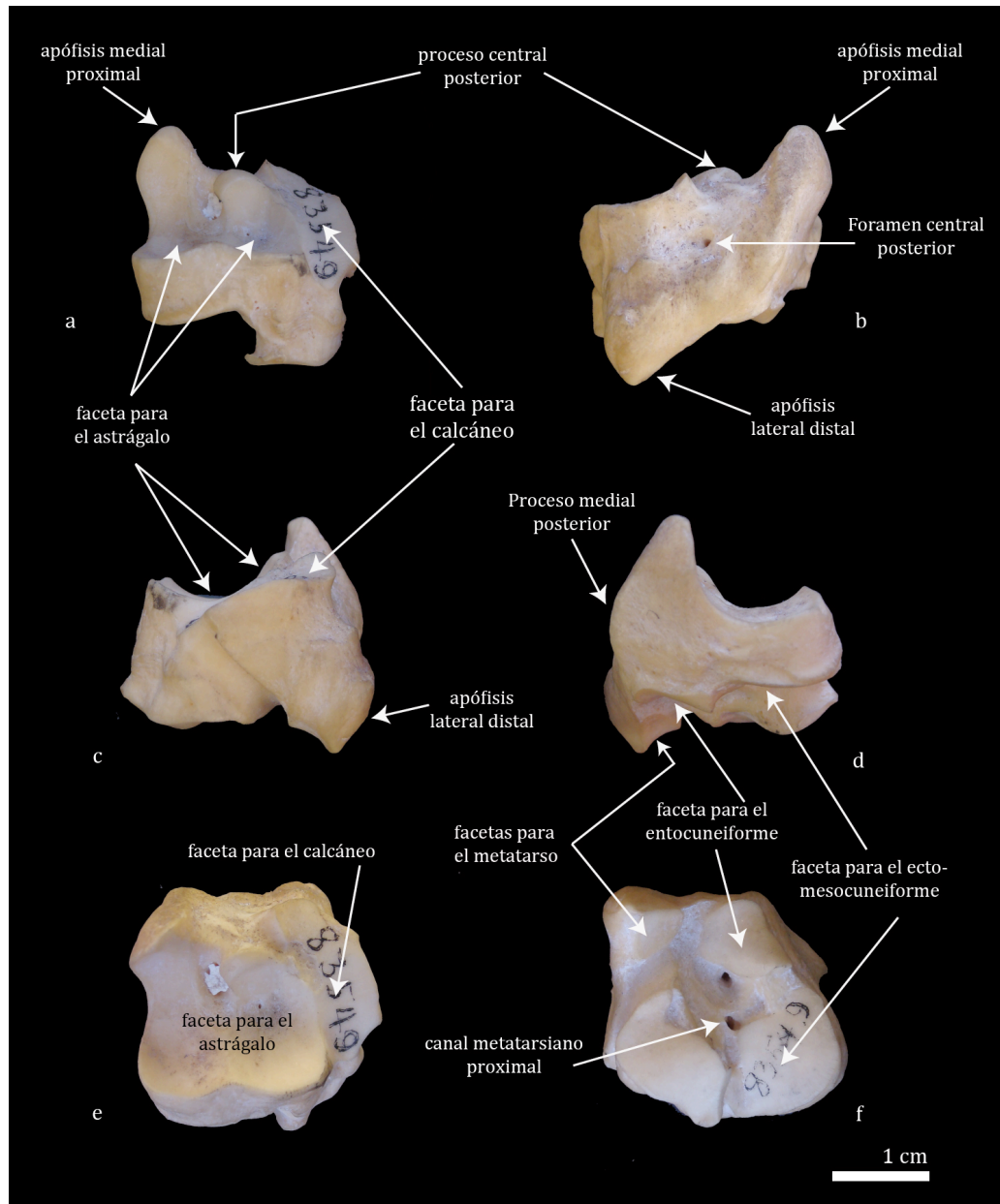


Fig. 39. Cubonavicular izquierdo en el que se muestran las distintas partes del hueso. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista anterior; b) vista posterior; c) vista lateral; d) vista medial; e) vista proximal; f) vista distal.

Fig. 39. Left naviculocuboid showing the different parts. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) anterior view; b) posterior view; c) lateral view; d) medial view; e) proximal view; f) distal view.

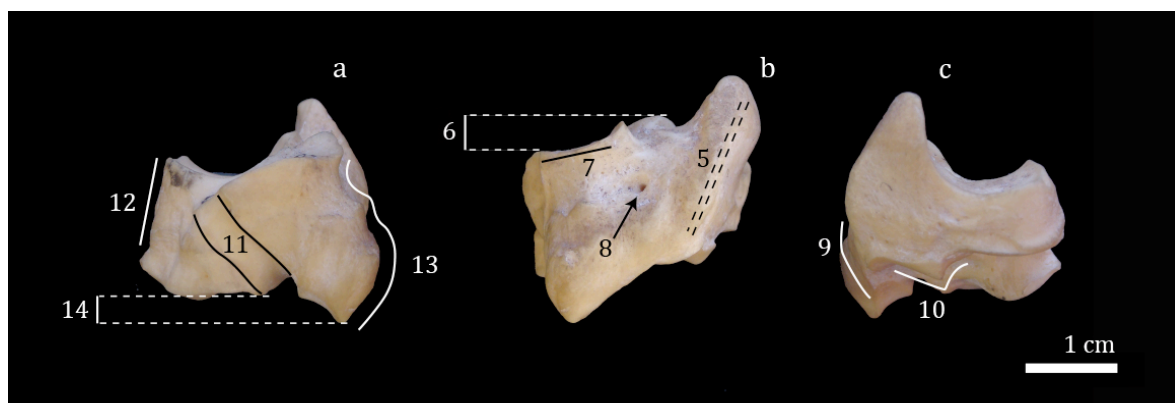


Fig. 40. Cubonavicular izquierdo en el que se muestran algunas de las variables morfológicas estudiadas. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista lateral; b) vista posterior; c) vista medial.

Fig. 40. Left naviculocuboid showing some of the studied morphological characters. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) lateral view; b) posterior view; c) medial view.

Se han estudiado 14 caracteres para 39 especies actuales y 6 especies fósiles.

Vista Posterior

Cb 1) Tamaño del proceso central posterior

- 1 pequeño, supone menos de la mitad del proceso posterior medial; puede estar proyectado hacia la parte anterior en vista lateral
- 2 grande y ancho; supone, al menos, la mitad del proceso posterior medial

Carácter eliminado por ambiguo en: *Raphicerus campestris* (puede presentar ambos estadios).

Este proceso determina el límite del movimiento posterior a lo largo de la faceta sustentacular del astrágalo.

Cb 2) Altura de la apófisis medial proximal

- 1 larga
- 2 corta

Cb 3) Anchura de la apófisis medial proximal

- 1 estrecha

2 ancha

Cb 4) Ángulo de inclinación de la apófisis medial proximal

- 1 inclinada hacia la parte lateral aproximadamente 15°
- 2 inclinada hacia la parte lateral entre 15° y 30°
- 3 inclinada hacia la parte lateral entre 30° y 45°

Carácter tomado respecto a la vertical.

Cb 5) Cresta posterior de la apófisis medial proximal

- 1 la apófisis medial proximal presenta una cresta afilada en su parte posterior
- 2 la apófisis medial proximal no presenta una cresta afilada en su parte posterior

Cb 6) Posición de la superficie dorsal de la faceta de articulación con el calcáneo

- 1 por debajo del proceso central posterior o ligeramente por debajo
- 2 por encima del proceso central posterior

Cb 7) Inclinación de la superficie dorsal de la faceta de articulación con el calcáneo

- 1 más o menos horizontal
- 2 inclinada de la parte medial hacia la parte lateral aproximadamente 15°
- 3 inclinada de la parte medial hacia la parte lateral entre 15° y 30°

Carácter eliminado por ambiguo en: *Sylvicapra grimmia* y *Litocranius walleri*, (pueden presentar los estadios 1 y 2) y *Oreotragus oreotragus*, *Gazella bennetti*, *Antidorcas marsupialis*, *Madoqua kirki*, *Taurotragus oryx*, *Odocoileus virginianus* e *Hydropotes inermis* (pueden presentar los tres estadios).

Carácter tomado respecto a la horizontal.

Cb 8) Foramen central posterior

- 1 marcado
- 2 poco marcado o no existe; puede consistir en una fosa redondeada y no demasiado profunda con varios forámenes pequeños en lugar de uno grande

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oreotragus oreotragus*, *Aepyceros melampus*, *Sylvicapra grimmia*, *Raphicerus campestris*, *Oryx dammah*, *Litocranius walleri*, *Madoqua kirki*, *Odocoileus virginianus*, *Axis porcinus*, *Giraffa camelopardalis* e *Hydropotes inermis* (pueden presentar ambos estadios).

Vista Medial

Cb 9) Engrosamiento del proceso medial posterior en su parte distal

- 1 muy engrosado; puede estar engrosado de forma continua o discontinua mediante un escalón muy marcado, por una protuberancia alargada longitudinalmente que se ensancha hacia la parte distal y termina independientemente al pequeño cuneiforme, o por una protuberancia alargada que se proyecta hacia la parte distal, más allá de la faceta del pequeño cuneiforme
- 2 no engrosado o ligeramente engrosado de forma continua por una pequeña protuberancia alargada

Cb 10) Relación entre la faceta del ectomesocuneiforme y del entocuneiforme

- 1 pico o escalón pronunciado entre ambas
- 2 pico o escalón suave entre ambas, lo que hace que no estén en niveles tan distintos como en el estadio 1

Carácter eliminado por ambiguo en: *Muntiacus muntjak*, *Elaphodus cephalophus* y *Okapia johnstoni* (presentan el ectomesocuneiforme fusionado al cubonavicular y, en el caso del okapi, también al entocuneiforme), *Giraffa camelopardalis* (presenta el ectomesocuneiforme fusionado al entocuneiforme) y *Pudu puda* (puede presentar ambos estadios).

Vista Lateral

Cb 11) Surco lateral

- 1 muy marcado
- 2 poco marcado

Este surco divide la parte anterior de la posterior cruzando de forma oblicua desde el borde anterior proximal hacia el borde distal.

Cb 12) Perfil del borde anterior

- 1 más o menos vertical en posición anatómica
- 2 se ensancha hacia la parte distal

Cb 13) Perfil del borde posterior

- 1 cóncavo o ligeramente cóncavo
- 2 ligeramente cóncavo-convexo o cóncavo-convexo, con el proceso lateral distal sobresaliendo

Cb 14) Longitud del apófisis lateral distal

- 1 corto; puede ser más corto que el borde anterior distal (borde distal del cuboides), estar al mismo nivel o ser ligeramente más largo que este
- 2 largo; más largo que el borde anterior distal (borde distal del cuboides); puede estar muy desarrollado y proyectarse hacia la parte posterior o hacia la parte distal

Variables descartadas

Vista Posterior

I) Simetría de los bordes lateral y medial: descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

ECTOMESOCUNEIFORME

Este hueso resulta de la fusión del ectocuneiforme y del mesocuneiforme. Al igual que en el caso del cubonavicular, la fusión de estos dos huesos restringe el movimiento del tobillo favoreciendo la

cursorialidad. Se trata de un hueso de forma más o menos rectangular o algo triangular, cuya superficie proximal es ligeramente cóncava y paralela a la distal, que es ligeramente convexa. Se sitúa entre el cubonavicular y el metatarso III-IV, en la parte medial del primero.

No se ha tomado en consideración por presentar una variabilidad morfológica intra e interespecífica casi nula.

ENTOCUNEIFORME

El entocuneiforme es un pequeño hueso plano y de contorno casi circular que articula con el cubonavicular en su parte proximal y con el metatarso III-IV en la distal. No se ha tenido en cuenta en este trabajo por dos razones. La primera es que se trata de un elemento por lo general ausente en las colecciones, tanto de especies actuales como fósiles. El segundo motivo se debe a su casi nula variabilidad morfológica entre especies, que lo hace prácticamente indistinguible.

4.2. CARACTERES DEL METAPODIO

El metapodio de los rumiantes consiste en un único elemento (*cannon bone* o hueso cañón) que resulta de la fusión de los metápodos III y IV a lo largo del eje longitudinal, excepto en su parte distal, conservando cada uno de ellos su polea y su quilla. Se trata de un hueso largo y por lo general grácil, aunque su grado de robustez es muy variable desde un punto de vista taxonómico.

La existencia de metápodos laterales es un hecho frecuente en las extremidades de los cérvidos, tanto en aquellos de condición telemetacarpiana como en los plesiometacarpianos (figura 41).

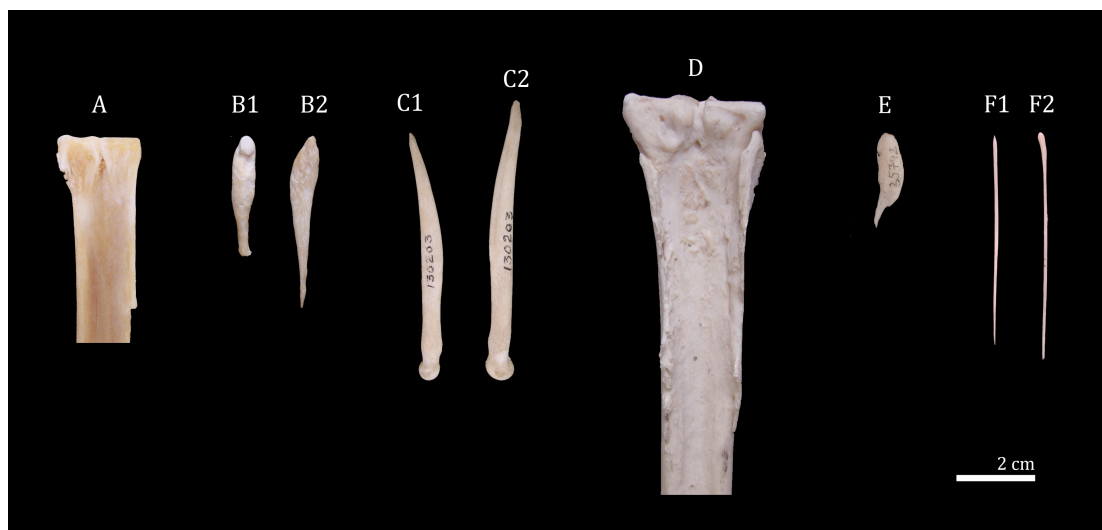


Fig. 41. Metacarpos laterales. A) ciervo plesiometacarpiano con los metacarpos laterales fusionados (*Elaphodus cephalophus* AMNH 114551); B) ciervo plesiometacarpiano con los metacarpos laterales no fusionados (*Elaphurus davidianus* AMNH 174292), B1) metápodo II, B2) metápodo V; C) ciervo telemetacarpiano (*Odocoileus virginianus* AMNH 130203), C1) metápodo II, C2) metápodo V; D) bóvido con metápodos laterales largos y fusionados al hueso cañón (*Kobus leche* AMNH 70010); E) bóvido con metápodos laterales cortos y no fusionados (*Tragelaphus spekei* AMNH 35792); F) bóvido con metápodos laterales largos y no fusionados (*Madoqua kirki* AMNH 187819), F1) metápodo II; F2) metápodo V.

Fig. 41. Lateral metacarpals. A) plesiometacarpal deer with fused lateral metacarpals (*Elaphodus cephalophus* AMNH 114551); B) plesiometacarpal deer with not fused lateral metacarpals (*Elaphurus davidianus* AMNH 174292), B1) metapod II, B2) metapod V; C) telemetacarpal deer (*Odocoileus virginianus* AMNH 130203), C1) metapod II, C2) metapod V; D) bovid with long and fused lateral metapods (*Kobus leche* AMNH 70010); E) bovid with short and not fused lateral metapods (*Tragelaphus spekei* AMNH 35792); F) bovid with long and not fused lateral metapods (*Madoqua kirki* AMNH 187819), F1) metapod II; F2) metapod V.

Ambos grupos presentan además falanges laterales, aunque, como se verá más adelante en este mismo capítulo (apartado 4.3. “Caracteres del acropodio”), su morfología es bastante diferente. Los mósquidos presentan una condición telemetacarpiana, alejándose así morfológicamente de la mayor parte de los ciervos del viejo mundo entre los cuales habita. Por su parte, los bóvidos, aunque de manera mucho más ocasional, también pueden presentar metacarpos laterales adosados a la epífisis y/o diáfisis proximal del metacarpiano III-IV (figura 41). En la muestra estudiada hemos encontrado metacarpos laterales largos y no fusionados al *cannon bone* en algunos individuos de *Tragelaphus scriptus*,

Raphicerus campestris y *Madoqua kirki*, cortos y no fusionados en *Sylvicapra grimmia*, *Tragelaphus spekei*, y largos y fusionados en *Kobus leche* y *Gazella dorcas*.

Este hecho es, en cambio, menos habitual en los metatarsos. Entre los bóvidos es incluso más excepcional, pero hemos observado que algunas especies pueden presentarlos, como *Kobus leche*, que muestra metatarsos laterales relativamente largos y fusionados al metatarso III-IV (fig. 42).

La funcionalidad de los dedos laterales está aún en entredicho, aunque parece evidente que, al menos en algunas especies, podrían proporcionar un apoyo suplementario a los dedos principales (hueso cañón) en superficies irregulares (fig. 43). Sin embargo, aunque la información suministrada por estos huesos puede ser muy relevante desde una perspectiva ecomorfológica, se excluye su estudio para este trabajo ya que los datos recogidos a partir de los ejemplares consultados son insuficientes para determinar estas cuestiones.

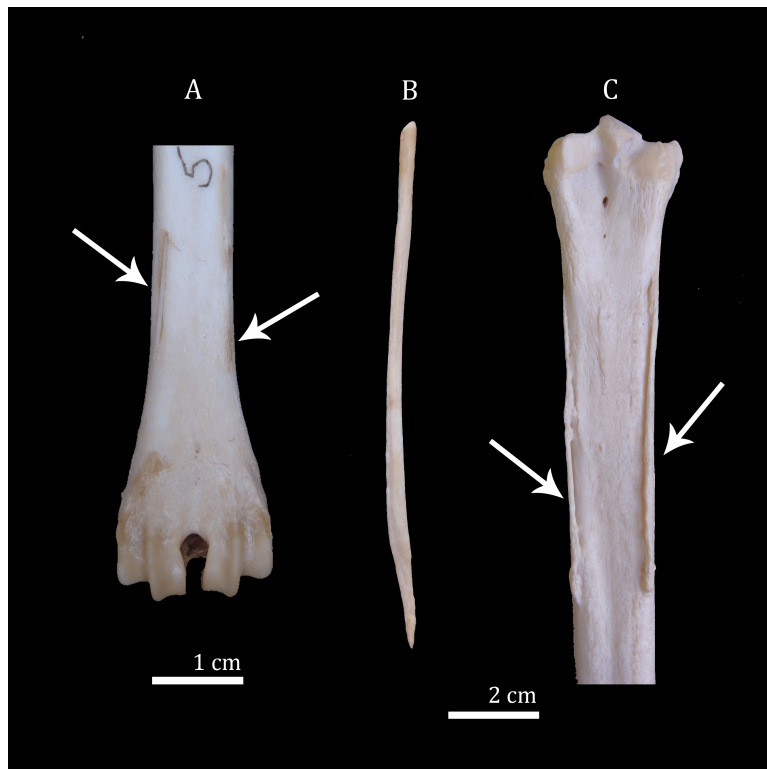


Fig. 42. Metatarsos laterales. A) ciervo telemetacarpiano (*Pudu puda* NMNH 582917); B) metatarsiano V de ciervo plesiometacarpiano (*Elaphurus davidianus* AMNH 165672); C) bóvido con metatarsos laterales (*Kobus leche* AMNH 99649).

Fig. 42. Lateral metatarsals. A) telemetacarpal deer (*Pudu puda* NMNH 582917); B) metatarsal V of plesiometacarpal deer (*Elaphurus davidianus* AMNH 165672); C) bovid with lateral metatarsals (*Kobus leche* AMNH 99649).

Las variables tomadas de Köhler (1993) para los metápodos III-IV hacen referencia a la diáfisis-epífisis distal, excepto cuando se indique lo contrario.



Fig. 43. Algunas especies de rumiantes parecen mostrar una mayor funcionalidad de los dedos laterales. En esta imagen se puede observar cómo las pezuñas laterales de este mosquido contribuyen a su estabilización sobre superficies irregulares.

Fig. 43. Some ruminant species seem to show greater functionality of the lateral digits. The picture show how the lateral hooves of this moschid contribute to its stabilization on uneven surfaces.

METACARPO III-IV

El metacarpo III-IV es el hueso cañón de la extremidad anterior. Articula proximalmente con la fila distal del carpo (magnetrapezoide y unciforme) mediante una articulación de tipo plano, y distalmente con las dos primeras falanges de cada dedo.

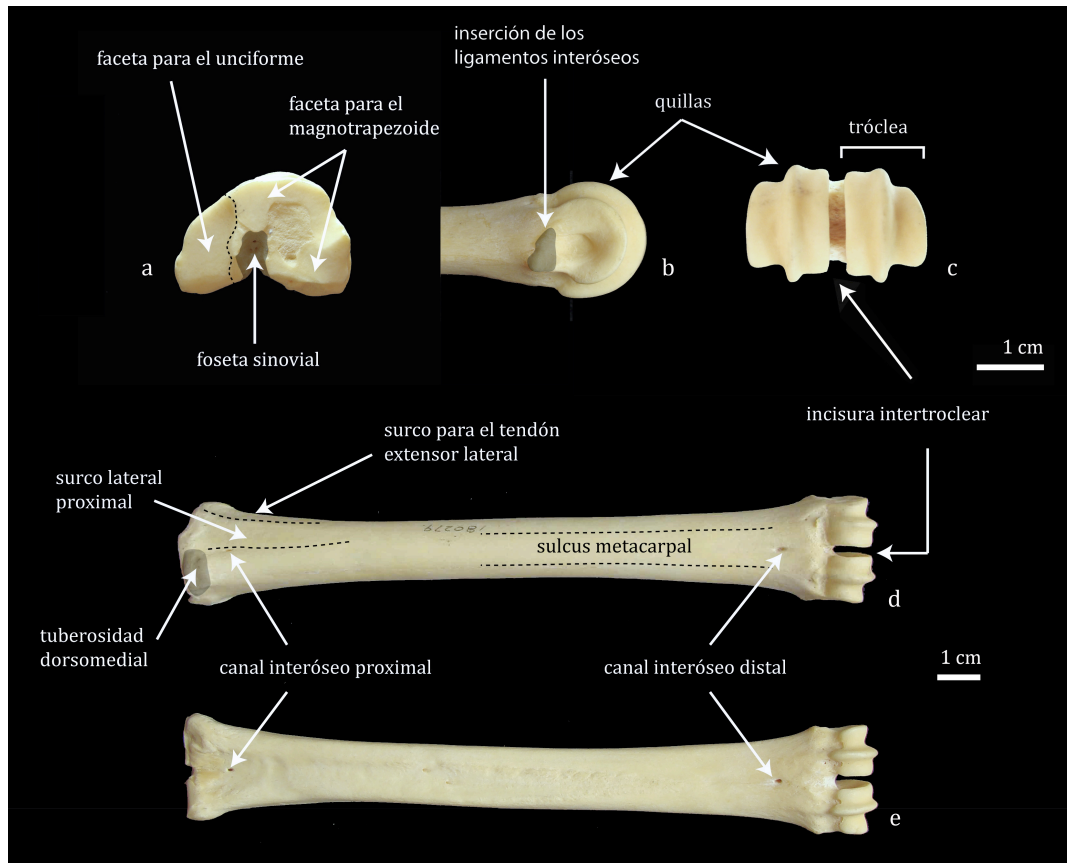


Fig. 44. Metacarpo III-IV izquierdo en el que se muestran las distintas partes del hueso. *Saiga tatarica* AMNH 180279. a) vista proximal; b) vista medial distal; c) vista distal; d) vista anterior; e) vista posterior.

Fig. 44. Left Metacarpal III-IV showing the different parts. Saiga tatarica AMNH 180279. a) proximal view; b) medial distal view; c) distal view; d) anterior view; e) posterior view.

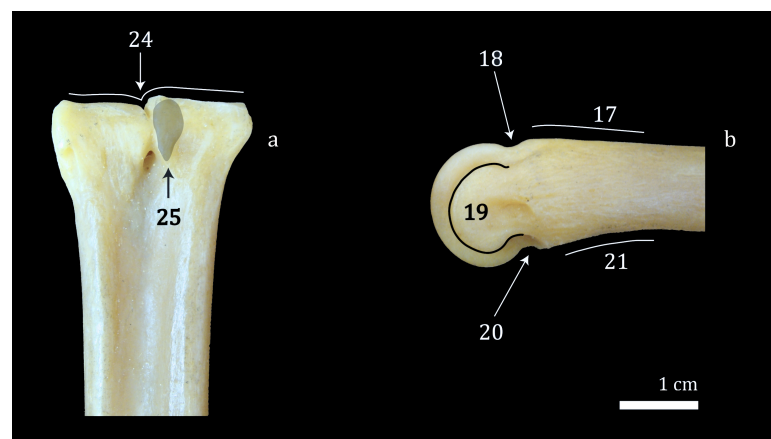


Fig. 45. Metacarpo III-IV izquierdo en el que se muestran algunas de las variables morfológicas estudiadas. *Muntiacus muntjak* AMNH 114553. a) vista posterior proximal; b) vista lateral distal.

Fig. 45. Left metacarpal III-IV showing some of the studied morphological characters. Muntiacus muntjak AMNH 114553. a) posterior proximal view; b) lateral distal view.

Se han estudiado 28 caracteres para 40 especies actuales y 9 especies fósiles:

Vista Anterior

Mtc 1) Anchura lateromedial de la epífisis distal respecto a la de la diáfisis (#1/14 Köhler, 1993)

- 1 la epífisis es ligeramente más ancha que la diáfisis
- 2 la epífisis es sensiblemente más ancha que la diáfisis; el ensanchamiento puede ser de forma brusca o de forma progresiva

Carácter eliminado por ambiguo en: *Antidorcas marsupialis* (puede presentar ambos estadios).

Se corresponde con la variable #1 de Köhler (1993) pero la definición de los estadios es diferente puesto que en su clasificación a veces resulta difícil discriminar entre estos, y las asignaciones a uno u otro grupo sólo pueden hacerse en función de la morfología de la articulación.



Fig. 46. Mtc 1. Metacarpo III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Madoqua kirki*; 2) *Addax nasomaculatus*.

Fig. 46. Mtc 1. Left metacarpal III-IV. Without scale. 1) *Madoqua kirki*; 2) *Addax nasomaculatus*.

Mtc 2) Longitud del metacarpo III-IV

- 1 corto
- 2 largo

Aunque Köhler (1993) no utiliza este carácter como variable propiamente dicha, lo utiliza en su definición de dos de los tres morfotipos de

metápodos. También Scott (1985) lo relaciona con variables ambientales a partir de sus análisis alométricos.

Mtc 3) Anchura del metacarpo III-IV

- 1 ancho ($IR \leq 8$)
- 2 estrecho ($IR > 8$)

Establecido en función del IR (Índice de Robustez: Longitud total/Anchura mínima de la diáfisis).

Mtc 4) Canal interóseo proximal

- 1 marcado
- 2 poco marcado o no tiene

Carácter eliminado por ambiguo en: *Okapia johnstoni* (puede presentar ambos estadios).

Mtc 5) Canal interóseo distal

- 1 marcado
- 2 poco marcado o no tiene

Carácter eliminado por ambiguo en: *Tragelaphus scriptus*, *Alcelaphus buselaphus*, *Taurotragus oryx*, *Elaphodus cephalophus*, *Alces alces*, *Nanger dama*, *Metacervoceros rhenanus* (pueden presentar ambos estadios); *Hyemoschus aquaticus* (cada uno de los metápodos de los dedos III y IV puede presentar un pequeño foramen que puede ser muy suave o marcado).

Mtc 6) Tamaño de la tuberosidad dorso-medial

- 1 muy pronunciada
- 2 poco pronunciada o apenas apreciable

Carácter eliminado por ambiguo en: *Aepyceros melampus*, *Axis porcinus*, *Leptobos elatus*, *Eucladoceros senezensis* y *Metacervoceros rhenanus* (pueden presentar ambos estadios).

Mtc 7) Forma de la tuberosidad dorso-medial

- 1 alargada
- 2 redondeada

Mtc 8) Incisura intertroclear (#10 Köhler, 1993)

- 1 en forma de U (tipo A de Köhler)
- 2 en forma de V cerrada (tipo B de Köhler)
- 3 en forma de V abierta (tipo C de Köhler)

Carácter eliminado por ambiguo en: *Hyemoschus aquaticus* (presenta los metacarpos III-IV separados).

La incisura intertroclear alberga los ligamentos colaterales interdigitales.

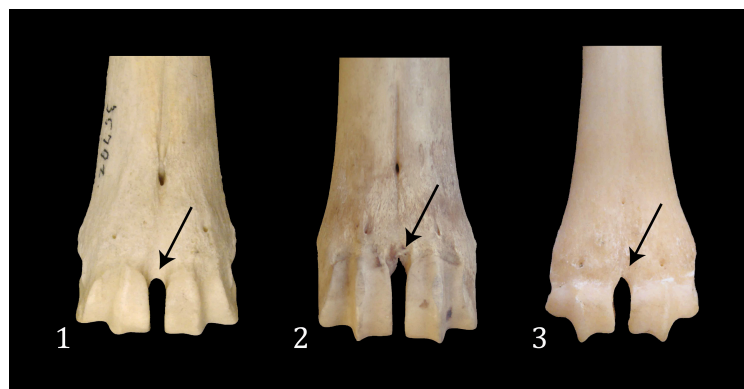


Fig. 47. Mtc 8. Metacarpo III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Tragelaphus spekei*; 2) *Alcelaphus buselaphus*; 3) *Moschus moschiferus*.

Fig. 47. Mtc 8. Left metacarpal III-IV. Without scale. 1) Tragelaphus spekei; 2) Alcelaphus buselaphus; 3) Moschus moschiferus.

Mtc 9) Bordes laterales de la tróclea (#15 Köhler, 1993)

- 1 oblicuos respecto a la quilla
- 2 más o menos paralelos a la quilla o ligeramente oblicuos respecto a ella

Mtc 10) Bordes interdigitales de la tróclea (#16 Köhler, 1993)

- 1 más o menos rectos
- 2 oblicuos respecto al eje axial del metápodo III-IV

Mtc 11) Sulcus metacarpal (≈#3 Köhler, 1993)

- 1 largo y estrecho (tipo A1 de Köhler)
- 2 corto y estrecho (tipo A2 de Köhler)
- 3 ancho (tipo C de Köhler)
- 4 no existe (tipo B de Köhler)

No se corresponde exactamente con la variable tomada por Köhler (1993), ya que nosotros consideramos el desarrollo del sulcus en toda su longitud y esta sólo en su parte distal.

Mtc 12) Surco sagital distal (#4 Köhler, 1993)

- 1 presente
- 2 ausente

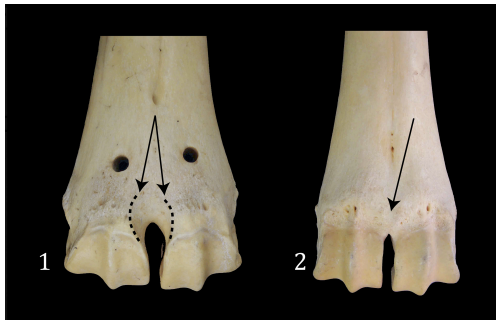


Fig. 48. Mtc 12. Metacarpo III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Alces alces*; 2) *Oryx dammah*.

*Fig. 48. Mtc 12. Left metacarpal III-IV. Without scale. 1) *Alces alces*; 2) *Oryx dammah*.*

Mtc 13) Contorno de la diáfisis-epífisis distal

- 1 perfil medial más pronunciado que el lateral
- 2 contorno más o menos simétrico lateromedialmente
- 3 perfil lateral más pronunciado que el medial

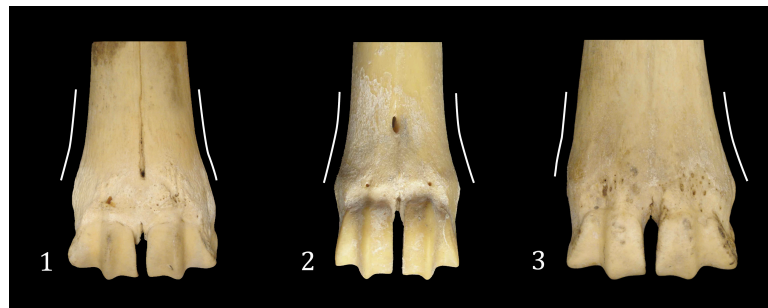


Fig. 49. Mtc 13. Metacarpo III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Taurotragus oryx*; 2) *Aepyceros melampus*; 3) *Okapia johnstoni*.

*Fig. 4. Mtc 13. Left metacarpal III-IV. Without scale. 1) *Taurotragus oryx*; 2) *Aepyceros melampus*; 3) *Okapia johnstoni*.*

Este carácter marca la diferencia morfológica entre ambos perfiles de la diáfisis distal.

Mtc 14) Diferencia de longitud entre las trócleas

- 1 tróclea lateral más larga que la medial
- 2 tróclea lateral igual o ligeramente más larga que la medial
- 3 tróclea lateral ligeramente más corta que la medial

Carácter eliminado por ambiguo en: *Rupicapra rupicapra* y *Leptobos etruscus* (pueden presentar los tres estadios).

Vista Lateral

Mtc 15) Morfología del surco para el tendón extensor lateral (#1 metacarpo III-IV proximal Köhler, 1993)

- 1 largo (tipo A de Köhler)
- 2 corto y estrecho, o no existe (tipos B y C de Köhler)

Este carácter corresponde a la inserción del tendón extensor lateral, que tiene como función, junto con otros músculos y tendones, extender el miembro anterior. Es análogo a la variable #1 del metacarpo III-IV proximal definida por Köhler (1993). Sin embargo, presenta una clasificación ligeramente distinta a la definida por esta autora.

Mtc 16) Surco lateral proximal

- 1 largo y estrecho
- 2 largo y ancho
- 3 corto y estrecho
- 4 corto y ancho
- 5 no existe

Surco entre la inserción del tendón extensor lateral y la tuberosidad dorsomedial

Mtc 17) Perfil anterior distal

- 1 convexo

2 ligeramente convexo

3 recto

Este carácter se corresponde parcialmente con el #9 de Köhler (1993), ya que esta autora no diferencia entre el perfil anterior y el posterior. En nuestros análisis el perfil anterior se analiza aquí y el posterior en el carácter Mtc 21.

Mtc 18) Surcos articulares anteriores distales (#11 Köhler, 1993)

1 marcados

2 poco marcados

3 sin surco, la quilla es continuación de la diáfisis

Consideramos un tercer estadio ("sin surco") que Köhler (1993) no tiene en cuenta.

Mtc 19) Contorno de la quilla (#6/#18 Köhler, 1993)

1 orientada hacia la parte posterior (tipo A de Köhler)

2 más o menos simétrica anteroposteriormente (tipo B de Köhler)

3 orientada hacia la parte anterior (tipo C de Köhler)

Consideramos como distintos estadios del mismo carácter las dos variables definidas por Köhler (1993).

Mtc 20) Surcos articulares posteriores distales

1 marcados

2 poco marcados

3 sin surco, la quilla es continuación de la diáfisis

Köhler (1993) considera caracteres distintos (#7 y #12) los diferentes estadios propuestos aquí para este carácter.

Mtc 21) Perfil posterior distal (#9 Köhler, 1993)

1 convexo

2 ligeramente convexo

3 recto

Este carácter se corresponde parcialmente con el #9 de Köhler (1993), ya que esta autora no diferencia entre el perfil anterior y el posterior. En nuestros análisis el perfil anterior se ha analizado en el carácter Mtc 17 y el posterior aquí.

Mtc 22) Inserción de los ligamentos interóseos (#13/#20 Köhler, 1993)

- 1 marcado
- 2 poco marcado o no existe

Tomamos como estadio 1 las dos variables definidas por Köhler (1993) en los morfotipos B y C. El estadio 2 se corresponde con el morfotipo A.

Vista Posterior

Mtc 23) Diferencia de altura entre las facetas proximales

- 1 facetas de articulación al mismo nivel o la medial (mecatarpo III) ligeramente más elevada que la lateral (mecatarpo IV)
- 2 faceta de articulación medial (mecatarpo III) más elevada que la lateral
- 3 faceta de articulación lateral (mecatarpo IV) más elevada que la medial (mecatarpo III)

Mtc 24) Separación entre las facetas proximales medial y lateral

- 1 facetas separadas por un surco pronunciado
- 2 facetas separadas por un pequeño surco o escalón
- 3 facetas separadas por una pequeña cresta

Carácter eliminado por ambiguo en: *Elaphodus cephalopus* y *Giraffa camelopardalis* (pueden presentar los estadios 2 y 3) y *Raphicerus campestris* (pueden presentar los tres estadios).

Mtc 25) Protuberancia bajo la faceta medial proximal en su borde axial

- 1 desarrollada

- 2 poco desarrollada o inapreciable

Carácter eliminado por ambiguo en: *Rupicapra rupicapra* y *Croizetoceros ramosus* de Villarroja (pueden presentar ambos estadios).

Vista Proximal

Mtc 26) Forma de la superficie articular proximal (Heintz, 1970)

- 1 semicircular; puede ser más o menos asimétrica
- 2 triangular; puede estar muy deformada hacia la parte medial
- 3 más o menos rectangular o cuadrada, con los bordes angulosos

Carácter eliminado por ambiguo en: *Tragelaphus spekei* (presenta dimorfismo sexual ya que las hembras lo muestran ligeramente triangular mientras que los machos más redondeado o cuadrado).



Fig. 50. Mtc 26. Metacarpo III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Oreotragus oreotragus*; 2) *Odocoileus virginianus*; 3) *Alcelaphus buselaphus*.

Fig. 50. Mtc 13. Left metacarpal III-IV. Without scale. 1) *Oreotragus oreotragus*; 2) *Odocoileus virginianus*; 3) *Alcelaphus buselaphus*.

Mtc 27) Foseta sinovial (Heintz, 1970)

- 1 separa las facetas posteriormente
- 2 separa las facetas posteriormente; puede darse el caso de que las facetas se unan por debajo de la foseta sinovial

Carácter eliminado por ambiguo en: *Raphicercus campestris*, *Elaphodus cephalophus*, *Nanger dama*, *Metacervoceros rhenanus*, *Eucladoceros senezensis* y *Rangifer tarandus* (pueden presentar ambos estadios).

Vista Distal

Mtc 28) Desarrollo de la quilla de los metacarpos III-IV

- 1 la quilla no existe o está poco desarrollada en la cara dorsal, haciéndose más marcada hacia la parte distal y posterior
- 2 la quilla es muy marcada a lo largo de toda la polea o está desarrollada en la cara anterior y se va haciendo más marcada hacia la parte distal y posterior

METATARSO III-IV

El metatarso III-IV, hueso cañón de la extremidad posterior, es un hueso diagnóstico en la diferenciación de los rumiantes. Esto se debe fundamentalmente a que los bóvidos y los giráfidos presentan el sulcus medial dorsal completamente abierto hasta las poleas mientras que los cérvidos, antilocápridos y mósquidos lo presentan cerrado. Los tragúlidos pueden presentar ambas morfologías dependiendo de la especie. La presencia de la faceta diartrodial, una faceta que articula con un sesamoideo accesorio en la parte posterior de la epífisis proximal del metatarso III-IV, es también un carácter diagnóstico, puesto que no existe ni en cérvidos ni en mósquidos.

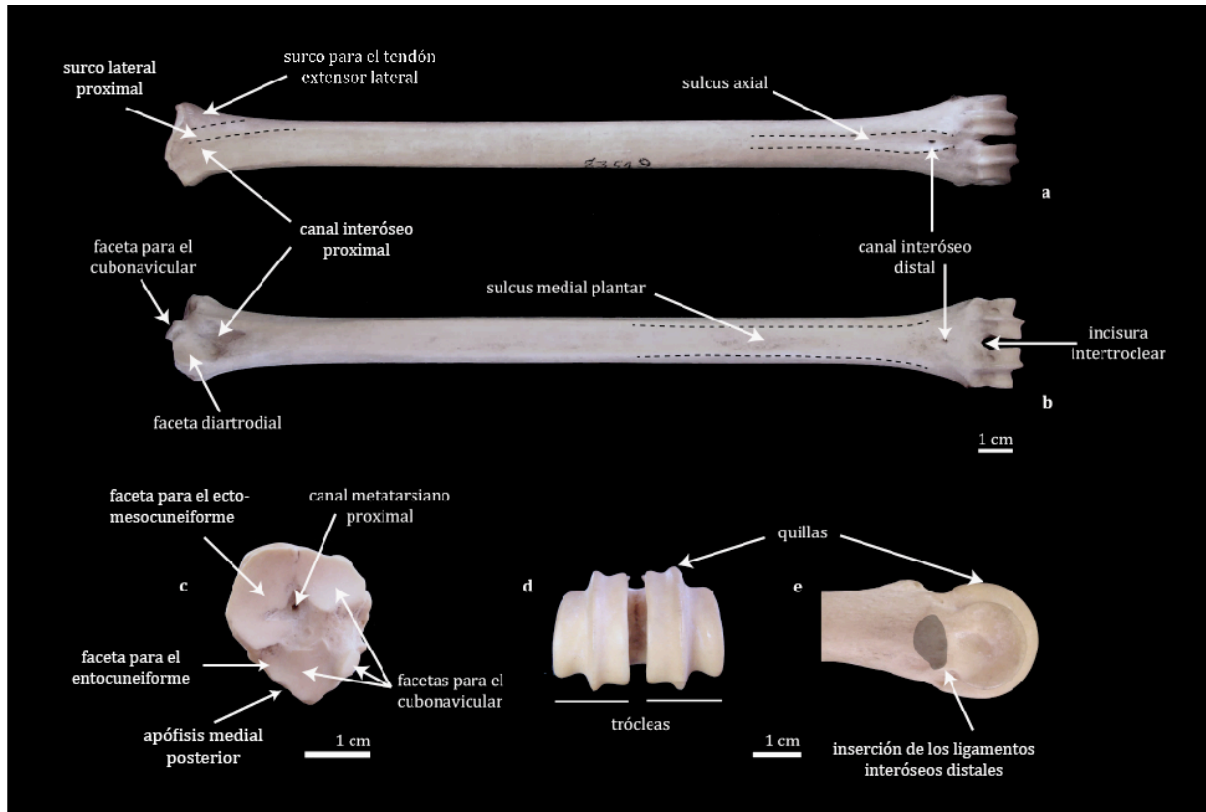


Fig. 51. Metatarso III-IV izquierdo en el que se muestran las distintas partes del hueso. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista anterior; b) vista posterior; c) vista proximal; d) vista distal; e) vista lateral distal.

Fig. 51. Left metatarsal III-IV showing the different parts. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) anterior view; b) posterior view; c) proximal view; d) distal view; e) lateral distal view.

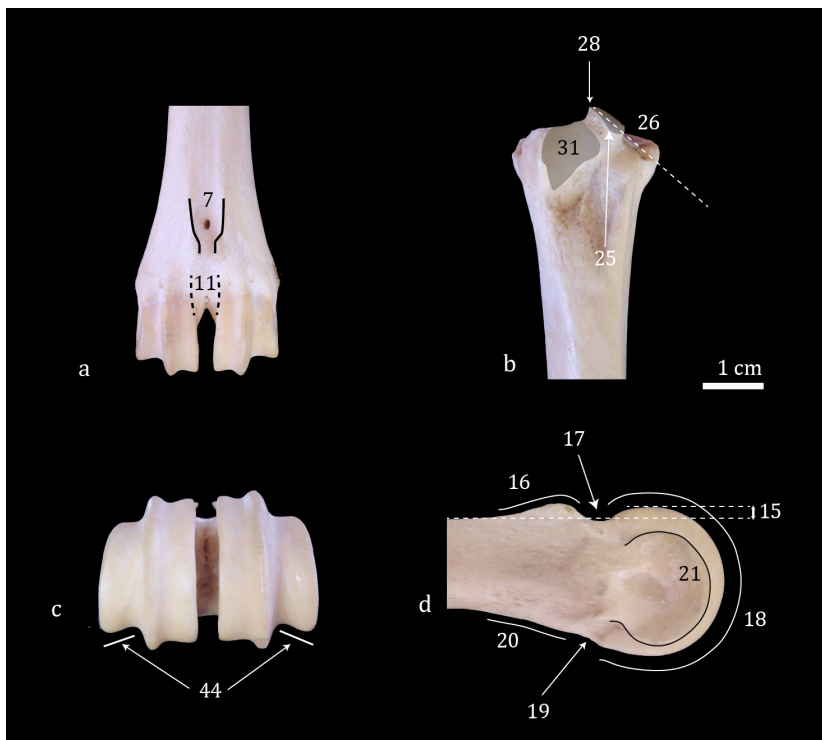


Fig. 52. Metatarso III-IV izquierdo en el que se muestran algunas de las variables morfológicas estudiadas. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista anterior; b) vista posterior; c) vista distal; d) vista lateral distal.

Fig. 52. Left metatarsal III-IV showing some of the studied morphological characters. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) anterior view; b) posterior view; c) distal view; d) lateral distal view.

Se han estudiado un total de 44 caracteres para 40 especies actuales y 9 especies fósiles:

Vista Anterior

Mtt 1) Contorno de la epífisis distal (#1/#14 Köhler, 1993)

- 1 ligero ensanchamiento
- 2 se ensancha sensiblemente; el ensanchamiento puede ser de forma brusca o de forma progresiva

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oryx dammah* y *Antidorcas marsupialis* (pueden presentar ambos estadios).

Se corresponde con las variables #1 y #14 de Köhler (1993). Ver Mtc 1 para más información sobre este carácter.

Mtt 2) Longitud del metatarso III-IV

- 1 corto
- 2 largo

Ver Mtc 2 para más información sobre este carácter.

Mtt 3) Anchura del metatarso III-IV

- 1 ancho ($IR \leq 10$)
- 2 estrecho ($IR > 10$)

Establecido en función del IR (Índice de Robustez: Longitud total/Anchura mínima de la diáfisis). Este valor es algo mayor al de los metacarpos III-IV puesto que los metacarpos suelen ser por lo general más gráciles que los metatarsos.

Mtt 4) Canal interóseo proximal

- 1 marcado
- 2 poco marcado o no tiene

Carácter eliminado por ambiguo en: *Okapia johnstoni*, *Giraffa camelopardalis* y *Odocoileus virginianus* (pueden presentar ambos estadios).

Mtt 5) Canal interóseo distal

- 1 marcado
- 2 poco marcado o no tiene

Carácter eliminado por ambiguo en: *Aepyceros melampus*, *Taurotragus oryx* y *Gazella cuvieri* (pueden presentar ambos estadios), *Hyemoschus aquaticus* (cada uno de los metápodos de los dedos III y IV pueden presentar un pequeño foramen que puede ser muy suave o marcado).

Este carácter no ha sido considerado para Antilocapra americana, Moschus moschiferus y la familia Cervidae, al presentar el sulcus axial cerrado en su parte distal.

Mtt 6) Sulcus axial (Heintz, 1970; ≈#3 Köhler, 1993)

- 1 muy marcado
- 2 marcado

Ver Mtc 11 para más información sobre este carácter.

Mtt 7) Crestas distales del sulcus axial

- 1 desarrolladas
- 2 poco desarrolladas
- 3 cerrado distalmente

Mtt 8) Incisura intertroclear (#10 Köhler, 1993)

- 1 en forma de U (tipo A de Köhler)
- 2 en forma de V cerrada (tipo B de Köhler)
- 3 en forma de V abierta (tipo C de Köhler)

Ver Mtc 8 para más información sobre este carácter.

Mtt 9) Bordos laterales de la tróclea (#19 Gentry; #15 Köhler, 1993)

- 1 oblicuos respecto a la quilla
- 2 más o menos paralelos a la quilla o ligeramente oblicuos respecto a ella

Mtt 10) Bordos interdigitales de la tróclea (#16 Köhler, 1993)

- 1 más o menos rectos
- 2 oblicuos respecto al eje axial del metápodo III-IV

Mtt 11) Surco sagital distal (#4 Köhler, 1993)

- 1 presente
- 2 ausente

Mtt 12) Contorno de la diáfisis-epífisis distal

- 1 perfil medial más pronunciado que el lateral
- 2 contorno más o menos simétrico lateromedialmente

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oreotragus oreotragus* (puede presentar ambos estadios) y *Ammotragus lervia* (es la única especie que presenta el perfil lateral más pronunciado que el medial).

Ver Mtc 13 para más información sobre este carácter.

Mtt 13) Diferencia de longitud entre las trócleas

- 1 tróclea lateral más larga que la medial
- 2 tróclea lateral más o menos de la misma longitud que la medial

Mtt 14) Morfología del surco para el tendón extensor lateral (#1 metatarso III-IV proximal Köhler, 1993)

- 1 largo (tipo A de Köhler)
- 2 corto y estrecho (tipos B y C de Köhler)
- 3 no existe

Este carácter corresponde a la inserción del tendón extensor lateral, que tiene como función, junto con otros músculos y tendones, extender el miembro posterior. Ver Mtc 15 para más información sobre este carácter

Vista Lateral

Mtt 15) Posición de la quilla respecto a la altura de la diáfisis

- 1 la quilla está por encima de la diáfisis
- 2 la quilla está más o menos al mismo nivel que la diáfisis
- 3 la quilla está por debajo de la diáfisis

Para la codificación de este carácter no se ha tenido en cuenta el posible abombamiento que sufre la epífisis distal en algunas especies.

Mtt 16) Perfil anterior distal (#9 Köhler, 1993)

- 1 convexo
- 2 ligeramente convexo

Desdoblamos esta variable de Köhler (1993) considerando en este carácter la superficie anterior y en el #20 la posterior.

Mtt 17) Surcos articulares anteriores distales (#11 Köhler, 1993)

- 1 marcados
- 2 poco marcados
- 3 sin surco, la quilla es continuación de la diáfisis

Ver Mtc 18 para más información sobre este carácter.

Mtt 18) Contorno de la quilla (#6/#18 Köhler, 1993)

- 1 orientada hacia la parte posterior (Tipo A de Köhler)
- 2 más o menos simétrica anteroposteriormente (Tipo B de Köhler)
- 3 orientada hacia la parte anterior (Tipo C de Köhler)

Ver Mtc 19 para más información sobre este carácter.

Mtt 19) Surcos articulares posteriores distales (#7/#12 Köhler, 1993)

- 1 marcados
- 2 poco marcados
- 3 sin surco, la quilla es continuación de la diáfisis

Ver Mtc 18 para más información sobre este carácter.

Mtt 20) Perfil posterior distal (#9 Köhler, 1993)

- 1 convexo
- 2 ligeramente convexo
- 3 recto

Mtt 21) Contorno de la tróclea lateral

- 1 proyectada hacia la parte anterior (Tipo C de Köhler)
- 2 más o menos simétrica anteroposteriormente (Tipo B de Köhler)
- 3 proyectada hacia la parte posterior (Tipo A de Köhler)

Mtt 22) Inserción de los ligamentos interóseos laterales (#13/#20 Köhler, 1993)

- 1 marcado
- 2 poco marcado o no existe

Ver Mtc 22 para más información sobre este carácter.

Mtt 23) Perfil posterior longitudinal

- 1 más o menos recto próximo-distalmente aunque puede ensancharse ligeramente en su perfil posterior hacia la parte proximal
- 2 más o menos recto próximo-distalmente pero se ensancha bastante en su perfil posterior hacia la parte proximal
- 3 se abomba en su perfil posterior hacia la parte proximal, dándole un aspecto convexo a la diáfisis

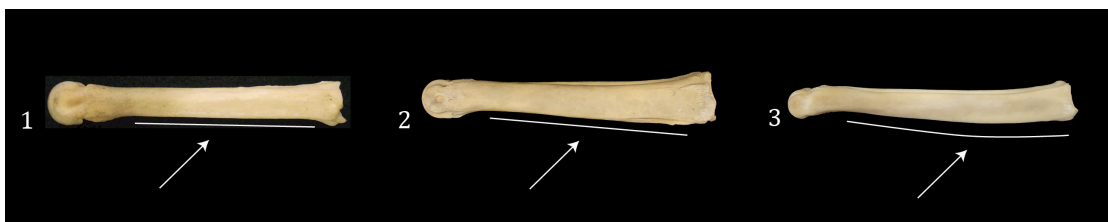


Fig. 53. Mtt 23. Metatarso III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Oreotragus oreotragus*; 2) *Taurotragus oryx*; 3) *Axis porcinus*.

*Fig. 53. Mtt 23. Left metatarsal III-IV. Without scale. 1) *Oreotragus oreotragus*; 2) *Taurotragus oryx*; 3) *Axis porcinus*.*

Vista Posterior

Mtt 24) Sulcus medial plantar (Heintz, 1970)

- 1 marcado
- 2 poco marcado

Carácter eliminado por ambiguo en: *Antilocapra americana* y *Sylvicapra grimmia* (pueden presentar ambos estadios).

Mtt 25) Visibilidad de la faceta de articulación del cubonavicular (Heintz, 1970)

- 1 visible en vista posterior ya que se encuentra inclinada hacia la parte posterior
- 2 no visible en vista posterior ya que se encuentra en posición dorsal

Mtt 26) Posición de la faceta de articulación con el cubonavicular

- 1 más o menos horizontal
- 2 no horizontal

Este carácter se toma en base a la posición de la faceta respecto a la horizontal en posición anatómica.

Mtt 27) Posición del pico proximal entre los metatarsianos III y IV (Heintz, 1970)

- 1 situado medialmente al eje axial
- 2 situado axialmente o ligeramente medial/lateral al eje de la diáfisis
- 3 situado lateralmente al eje axial

Este pico está definido por el borde medial de la faceta de articulación con el cubonavicular.

Mtt 28) Desarrollo del pico proximal entre los metatarsianos III y IV (Heintz, 1970)

- 1 desarrollado
- 2 poco desarrollado

Mtt 29) Canal interóseo proximal

- 1 marcado
- 2 poco marcado

Carácter eliminado por ambiguo en: *Oryx dammah*, *Litocranius walleri*, *Alcelaphus buselaphus* y *Nanger dama* (pueden presentar ambos estadios).

Mtt 30) Canal interóseo distal

- 1 marcado
- 2 poco marcado

Carácter eliminado por ambiguo en: *Aepyceros melampus*, *Litocranius walleri*, *Alcelaphus buselaphus* y *Tragelaphus spekei* (pueden presentar ambos estadios).

Mtt 31) Faceta diartrodial

- 1 desarrollada
- 2 poco desarrollada

Esta faceta no existe en cérvidos ni en mósquidos.

Vista Proximal

Mtt 32) Forma de la superficie articular proximal (≈#17 Gentry, 1970; ≈Heintz, 1970)

- 1 Tipo I
- 2 Tipo II
- 3 Tipo III

La morfología de tipo I es análoga al estrechamiento posterior de la superficie articular proximal descrita por Gentry (1970). Heintz (1970) sólo considera los tipos II y III en su clasificación.

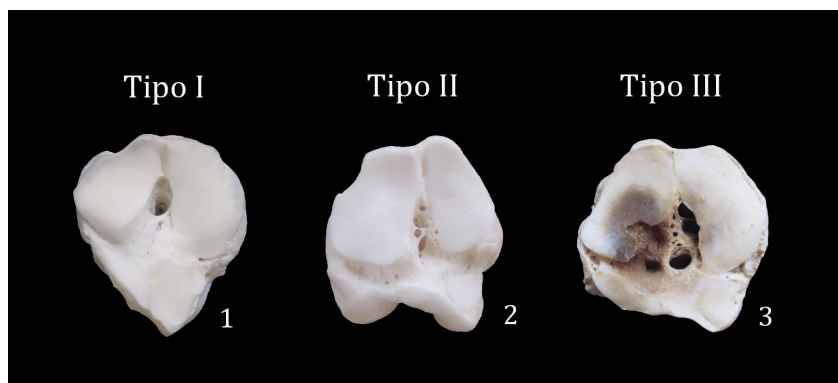


Fig. 54. Mtt 32. Metatarso III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Antilocapra americana*; 2) *Hydropotes inermis*; 3) *Taurotragus oryx*.

Fig. 54. Mtt 32. Left metatarsal III-IV. Without scale. 1) *Antilocapra americana*; 2) *Hydropotes inermis*; 3) *Taurotragus oryx*.

Mtt 33) Forma de la faceta de articulación con el cubonavicular

- 1 alargada u ovalada
- 2 forma de gota, semicírculo o triangular redondeada

Eliminada: *Giraffa camelopardalis* (está fusionada con la faceta lateral por lo que no tiene una forma propia).

Mtt 34) Tamaño de la faceta de articulación con el cubonavicular

- 1 grande
- 2 pequeña

Mtt 35) Desarrollo de la apófisis medial posterior

- 1 desarrollada
- 2 poco desarrollada o no existe

Mtt 36) Forma de la apófisis medial posterior

- 1 apuntada
- 2 redondeada

Mtt 37) Desarrollo de la apófisis lateral posterior

- 1 desarrollada
- 2 poco desarrollada o no existe

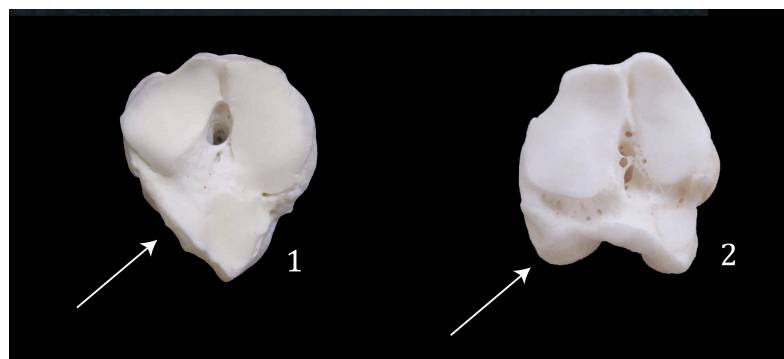


Fig. 55. Mtt 37. Metatarso III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Antilocapra americana*; 2) *Hydropotes inermis*.

Fig. 55. Mtt 37. Left metatarsal III-IV. Without scale. 1) *Antilocapra americana*; 2) *Hydropotes inermis*.

Mtt 38) Diferencia de tamaño entre las facetas anteriores

- 1 faceta medial mayor que la lateral
- 2 facetas más o menos del mismo tamaño o faceta lateral mayor que la medial

Mtt 39) Contorno de las facetas anteriores entre sí

- 1 forman un surco pronunciado
- 2 forman un surco suave
- 3 el perfil es más o menos recto o redondeado

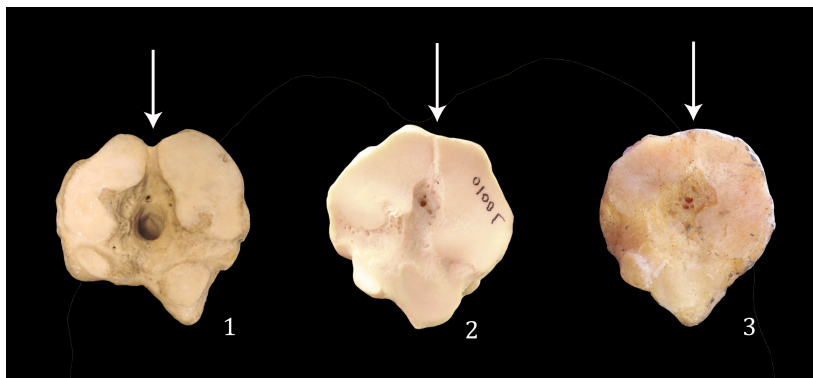


Fig. 56. Mtt 39. Metatarso III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Okapia johnstoni*; 2) *Kobus leche*; 3) *Litocranius walleri*.

Fig. 56. Mtt 39. Left metatarsal III-IV. Without scale. 1) *Okapia johnstoni*; 2) *Kobus leche*; 3) *Litocranius walleri*.

Mtt 40) Proyección anterior de las facetas anteriores

- 1 la faceta medial se proyecta más que la lateral
- 2 ambas facetas se proyectan más o menos por igual
- 3 la faceta lateral se proyecta más que la medial

Carácter eliminado por ambiguo en: *Gallogoral meneghini* (puede presentar los estadios 2 y 3).

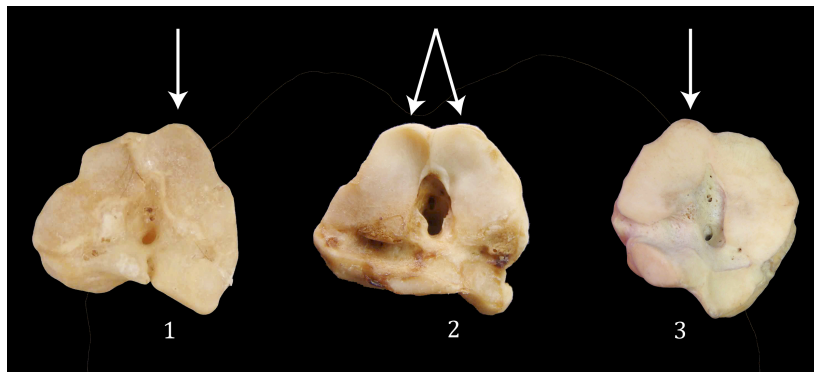


Fig. 57. Mtt 40. Metatarso III-IV izquierdo. Sin escala. 1) *Pudu puda*; 2) *Elaphodus cephalophus*; 3) *Oryx dammah*.

Fig. 57. Mtt 40. Left metatarsal III-IV. Without scale. 1) *Pudu puda*; 2) *Elaphodus cephalophus*; 3) *Oryx dammah*.

Mtt 41) Fosa proximal

- 1 profunda y grande
- 2 somera o no existe

Vista Distal

Mtt 42) Desarrollo de la quilla de los metatarsos III-IV

- 1 la quilla no existe o está poco desarrollada en la cara dorsal, haciéndose más marcada hacia la parte distal y posterior
- 2 la quilla es muy marcada a lo largo de toda la polea o está desarrollada en la cara anterior y se va haciendo más marcada hacia la parte distal y posterior

Mtt 43) Paralelismo entre los bordes laterales de las poleas y las quillas

- 1 bordes más o menos paralelos aunque se puede estrechar algo hacia la parte anterior
- 2 bordes oblicuos hacia la parte anterior

Mtt 44) Inclinación de los bordes posteriores de los labios laterales

- 1 poco inclinado
- 2 inclinado

4.3. CARACTERES DEL ACROPODIO

Como el resto de los mamíferos, los rumiantes presentan tres falanges en cada dedo (excepto en el I), que son las encargadas de transmitir el peso del cuerpo a la superficie de apoyo. Los cérvidos, sin embargo, muestran además por lo general unas pequeñas falanges laterales en conexión con los metápodos vestigiales II y V. Estas falanges, variantes amorfas de sus homólogas de los dedos III y IV, muy pequeñas en comparación con las de estos, y muy comprimidas lateromedialmente, suponen relictos poco funcionales (Garrido, 2008).

Las especies que presentan telemetacarpalia muestran dos tipos de primeras falanges laterales, unas que conservan una pequeña y estrecha superficie articular proximal, y otras atrofiadas, en su parte proximal, sin facetas articulares (fig. 58). En función de nuestras observaciones hemos asignado el primer grupo a los metacarpos y el segundo a los metatarsos, ya que en dichos taxones los metacarpos laterales se presentan siempre mejor desarrollados que los metatarsos, los cuales pueden incluso ser pequeñas esquirlas adosadas al hueso cañón sin ningún tipo de articulación distal. Entre las falanges laterales de los metacarpos estimamos que la articulación, en caso de producirse, estaría bastante restringida, debido al escaso desarrollo tanto de la epífisis distal de los metápodos II y V como de las facetas de las falanges. En cuanto a las segundas y terceras falanges se observan asimismo dos tipos morfológicos (fig. 59). Dichas falanges presentan en todos los casos facetas articulares, pero son diferenciables en función del tamaño y del grado de aplastamiento anteroposterior. Nuestras observaciones nos permiten asignar las más grandes a los metacarpos y las más pequeñas y comprimidas anteroposteriormente a los metatarsos.

Entre los ciervos que presentan plesiometacarpalia, las primeras falanges muestran una morfología muy similar a las de los metatarsos de los ciervos telemetacarpianos, ya que han perdido completamente el punto de articulación con sus correspondientes metápodos al haberse reducido estos hacia la parte proximal del hueso cañón. Las falanges

mediales y distales son también muy parecidas a las de los taxones telemetacarpianos, presentando también dos tamaños y morfologías (fig. 59).

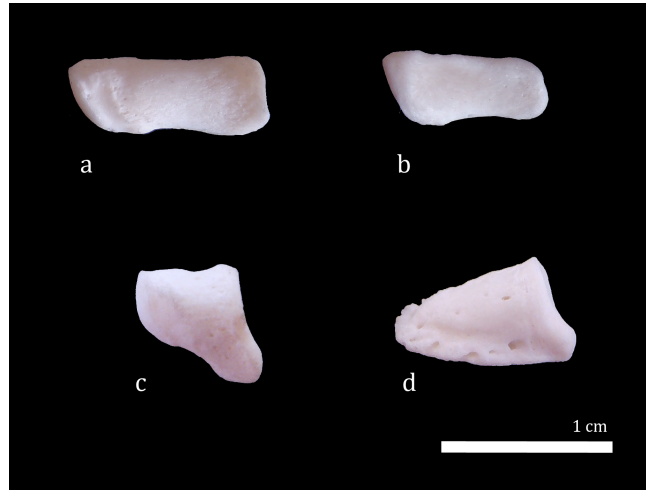


Fig. 58. Falanges laterales de ciervo telemetacarpiano (*Pudu puda* NMNH 583207) en vista abaxial. a) 1ª falange del metacarpo; b) 1ª falange falange del metatarso; c) 2ª falange; d) 3ª falange.

Fig. 58. Lateral phalanges of telemecarpal deer (Pudu puda NMNH 583207) in abaxial view. a) first phalanx of the metacarpal; b) first phalanx of the metatarsal; c) second phalanx; d) third phalanx.

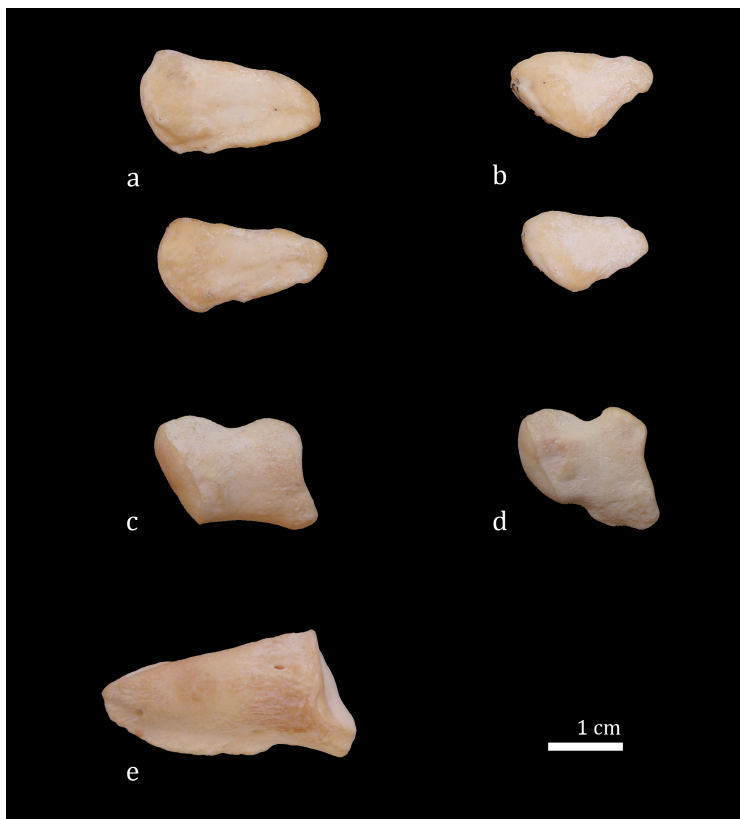


Fig. 59. Falanges laterales de ciervo plesiometacarpiano (*Elaphurus davidianus* AMNH 174292) en vista abaxial. a) se observa una morfología ligeramente diferente para la 1ª falange del metacarpo, presumiblemente en función del dedo al que corresponden; b) 1ª falange del metatarso, también con diferente morfología; c) 2ª falange del metacarpo; d) 2ª falange del metatarso; e) 3ª falange.

Fig. 59. Lateral phalanges of plesiometacarpal deer (Elaphurus davidianus AMNH 174292) in abaxial view. a) a slightly different morphology between metacarpal and metatarsal phalanges can be observed, based probably on the different digit to which they belong; b) first phalanx of the metatarsal; c) second phalanx of the metacarpal; d) second phalanx of the metatarsal; e) third phalanx.

No obstante, como en el caso de los metápodos laterales, tampoco se analizan en este trabajo dichas falanges debido a su escasez en las colecciones y a su incierta funcionalidad.

Debido a la imposibilidad por lo general de discriminar entre falanges anteriores y posteriores en las colecciones consultadas, no se ha hecho distinción entre ambas dentro de cada especie en las descripciones que se muestran a continuación.

FALANGE I

La primera falange, o falange proximal, se articula con las poleas de los metápodos y suele ser la más larga y grácil de las tres que componen el dedo. Es la encargada de transmitir el peso de los metápodos hacia la parte más distal de los dedos.

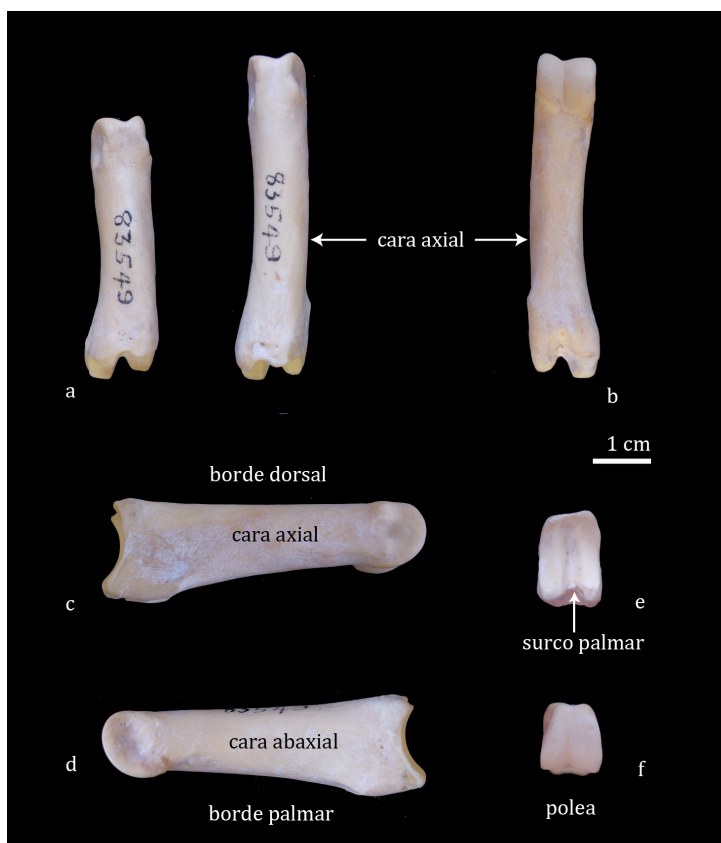


Fig. 60. Falange I en la que se muestran las distintas partes del hueso. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista dorsal en la que se observa la diferencia de tamaño entre las falanges delanteras y traseras del mismo individuo; b) vista palmar; c) vista axial o interdigital; d) vista abaxial; e) vista proximal; f) vista distal.

Fig. 60. First phalanx showing the different parts. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) dorsal view where can be observed the different size between the fore and hind phalanges within the same individual; b) palmar view; c) axial or interdigital view; d) abaxial view; e) proximal view; f) distal view.

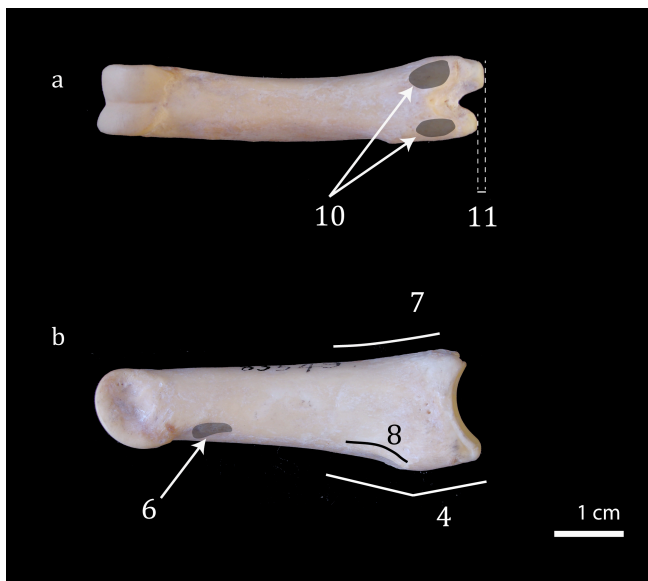


Fig. 61. Falange I en la que se muestran algunas de las variables morfológicas estudiadas. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista palmar; b) vista abaxial.

Fig. 61. First phalanx showing some of the studied morphological characters. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) palmar view; b) abaxial view.

Se han estudiado 11 caracteres para 40 especies actuales y 7 especies fósiles:

Vista Dorsal

FI 1) Diferencia de longitud entre las falanges anteriores y las posteriores

- 1 sí
- 2 no

FI 2) Diferencia de grosor entre las falanges anteriores y las posteriores

- 1 sí
- 2 no

Vista Axial

FI 3) Forma longitudinal (≈#1 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 cónica; puede presentar una forma cónica amorfa, es decir, muy ancha hasta la mitad proximal estrechándose mucho hacia la epífisis distal
- 2 ligeramente cónica
- 3 alargada

Aunque la definición de los estadios no se corresponde exactamente con los propuestos por DeGusta & Vrba (2005b), se puede equiparar el estadio 1 definido por estos autores (*robust*) a nuestros estadios 1 y 2, y el estadio 2 (*slender*) a nuestro estadio 3.



Fig. 62. FI 3. Falange I. Sin escala. 1) *Alces alces*; 2) *Raphicerus melanotis*; 3) *Gazella bennetti*.

Fig. 62. FI 3. First phalanx. Without scale. 1) *Alces alces*; 2) *Raphicerus melanotis*; 3) *Gazella bennetti*.

Vista Abaxial

FI 4) Perfil del borde palmar proximal (#7, Köhler, 1993; #8 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 hay un cambio de pendiente marcado hacia la parte proximal
- 2 no hay un cambio de pendiente marcado hacia la parte proximal

Carácter eliminado por ambiguo en: *Alces alces* (las anteriores si presentan un cambio de pendiente marcado mientras que las posteriores no), *Metacervoceros rhenanus* (no hay una pauta definida).

FI 5) Posición del vértice palmar de la epífisis proximal respecto al dorsal

- 1 al mismo nivel o el palmar se proyecta ligeramente más hacia la parte proximal que el dorsal
- 2 el palmar se proyecta más hacia la parte proximal que el dorsal

Este carácter marca la diferencia de longitud entre la superficie dorsal y la superficie palmar en la epífisis proximal.

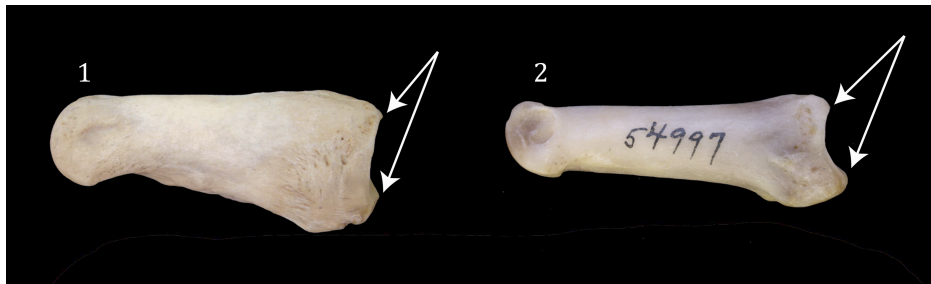


Fig. 63. FI 5. Falange I. Sin escala. 1) *Rucervus duvauceli*; 2) *Gazella bennetti*.

*Fig. 63. FI 5. First phalanx. Without scale. 1) *Rucervus duvauceli*; 2) *Gazella bennetti*.*

FI 6) Tubérculo palmar de la diáfisis distal

- 1 muy marcado
- 2 poco marcado o inapreciable

En esta protuberancia se insertan los ligamentos centrales, cuya función es unir la primera falange al talón proximal de la segunda, permitiendo movimientos de flexión y extensión.

FI 7) Perfil dorsal de la diáfisis proximal

- 1 cóncavo
- 2 ligeramente cóncavo
- 3 recto

FI 8) Perfil palmar en la diáfisis proximal

- 1 cóncavo
- 2 ligeramente cóncavo
- 3 recto

Vista Palmar

FI 9) Surco palmar proximal (Heintz, 1970)

- 1 pronunciado
- 2 poco pronunciado

FI 10) Inserción de los ligamentos sesamoideos colaterales en la epífisis palmar proximal

- 1 marcado
- 2 poco marcado

Estos ligamentos, cuya función es unir el sesamoideo proximal a la primera falange, limitan los movimientos del acropodio a flexión y extensión.

FI 11) Diferencia de longitud en los labios de la epífisis proximal

- 1 labios más o menos de la misma longitud o labio abaxial ligeramente más largo que labio axial
- 2 labio abaxial más largo que labio axial

Variables descartadas

Vista dorsal

I) Marcas en la superficie dorsal (#2 Köhler, 1993)

Vista axial

II) Área de inserción del ligamento interdigital (Marcas en la epífisis-diáfisis distal) (#3 Köhler, 1993)

Vista abaxial

III) Marcas en la epífisis-diáfisis proximal

Estas tres variables han sido descartadas porque no presentan una diferenciación clara en la muestra estudiada.

FALANGE II

La segunda falange, o falange media, es morfológicamente muy parecida a la primera pero en general mucho más robusta y corta. Como se ha visto en la introducción, su movimiento determina la configuración de las pezuñas y presenta importantes implicaciones ecológicas.

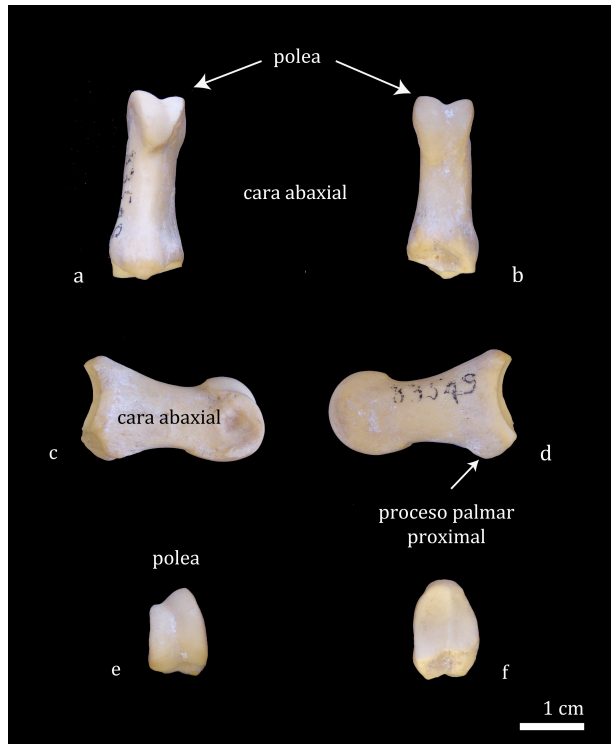


Fig. 64. Falange II en la que se muestran las distintas partes del hueso. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista dorsal; b) vista palmar; c) vista abaxial; d) vista axial o interdigital; e) vista distal; f) vista proximal.

Fig. 64. Second phalanx showing the different parts. Antidorcas marsupialis AMNH 83549. a) dorsal view; b) palmar view; c) abaxial view; d) axial or interdigital view; e) distal view; f) proximal view.

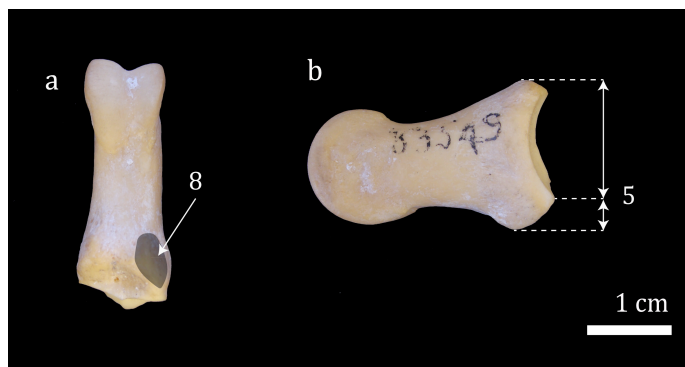


Fig. 65. Falange II en la que se muestran algunas de las variables morfológicas estudiadas. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista palmar; b) vista abaxial.

Fig. 65. Second phalanx showing some of the studied morphological characters. Antidorcas marsupialis AMNH 83549. a) palmar view; b) abaxial view.

Se han estudiado 9 caracteres para 38 especies actuales y 6 especies fósiles:

Vista Dorsal

FII 1) Diferencia de longitud entre las falanges anteriores y las posteriores

- 1 sí
- 2 no

FII 2) Diferencia de grosor entre las falanges anteriores y las posteriores

- 1 sí
- 2 no

Vista Axial

FII 3) Forma de la polea (#6/#10 Köhler, 1993; #14 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 redondeada
- 2 apuntada

Se trata de una combinación de las variables tomadas por Köhler (1993), ya que esta toma los dos estadios considerados aquí como dos variables diferentes.

FII 4) Forma longitudinal

- 1 alargada
- 2 achatada

FII 5) Altura del proceso palmar proximal en relación a la altura total de la falange

- 1 largo ($\geq 1/3$ de la altura de la falange)
- 2 corto ($< 1/3$ de la altura de la falange)

La medida de este carácter se toma a partir del borde distal de la faceta proximal.

FII 6) Forma del proceso palmar proximal (#2 Köhler, 1993)

- 1 anguloso
- 2 redondeado

Interpretamos el carácter #2 de Köhler (1993) ("plateau postarticulaire") desde dos puntos de vista, en cuanto a la forma (FII 6) y al tamaño (FII 7).

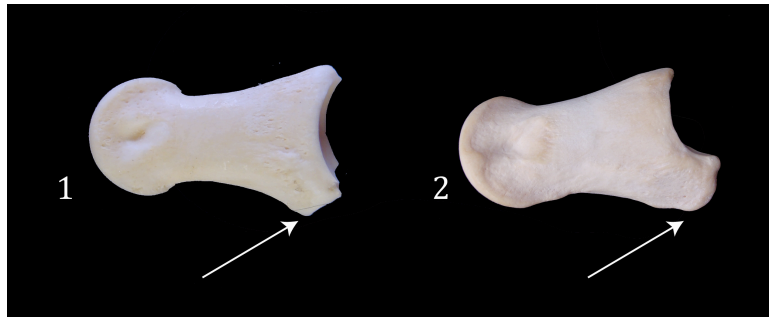


Fig. 66. FII 6. Falange II. Sin escala. 1) *Raphicerus melanotis*; 2) *Elaphurus davidianus*.

Fig. 66. FII 6. Second phalanx. Without scale. 1) Raphicerus melanotis; 2) Elaphurus davidianus.

FII 7) Tamaño del proceso palmar proximal (#2 Köhler, 1993; #11 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 grande; se proyecta palmar o proximalmente
- 2 pequeño

La definición de DeGusta & Vrba (2005b) para esta variable hace referencia específicamente al tamaño.



Fig. 67. FII 7. Falange II. Sin escala. 1) *Rangifer tarandus*; 2) *Alcelaphus buselaphus*.

Fig. 67. FII 7. Second phalanx. Without scale. 1) Rangifer tarandus; 2) Alcelaphus buselaphus.

Vista Palmar

FII 8) Inserción de los ligamentos interdigitales distales (#3 Köhler, 1993)

- 1 marcada

2 poco marcada

Estos ligamentos evitan la separación de las falanges de los dedos III y IV, restringiendo los movimientos del acropodio a la flexión y la extensión.

Vista Distal

FII 9) Simetría anterior de la polea

1 asimétrica (labio abaxial más desarrollado que el axial); el labio abaxial puede estar muy lateralizado hacia la parte axial y ser más largo o más corto que el axial en su cara palmar

2 simétrica (labio axial y labio axial desarrollados por igual) o ligeramente asimétrica (labio abaxial ligeramente más desarrollado que el axial); el borde palmar de la polea puede estar muy marcado en forma de V con el vértice hacia la parte anterior



Fig. 68. FII 9. Falange II. Sin escala.
1) *Oryx dammah*; 2) *Rangifer tarandus*.

Fig. 68. FII 9. Second phalanx.
Without scale. 1) *Oryx dammah*; 2) *Rangifer tarandus*.

Variables descartadas

Vista Dorsal

I) Desarrollo de la polea y II) Extensión dorsal de la superficie articular (#7 Köhler, 1993): descartadas por presentar escasa variabilidad interespecífica.

Vista Abaxial

III) Perfil de la superficie articular proximal (#1 Köhler, 1993): descartada porque no presenta una diferenciación clara en la muestra estudiada.

IV) Proceso extensor dorsal (#5 Köhler, 1993): descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

Vista Palmar

V) Inserción del *flexor digitorum superficialis* (#4 Köhler, 1993): descartada por ser difícil de categorizar en la muestra estudiada.

VI) Extensión palmar de la superficie articular (#7 Köhler, 1993): descartada por presentar escasa variabilidad interespecífica.

FALANGE III

Se trata del hueso más distal del cuerpo y, en el caso de los ungulígrados, el único que está en contacto directo con el suelo. En los rumiantes la tercera falange tiene una forma aproximadamente triangular en vista lateral, está más o menos comprimida lateromedialmente y presenta un borde dorsal afilado.

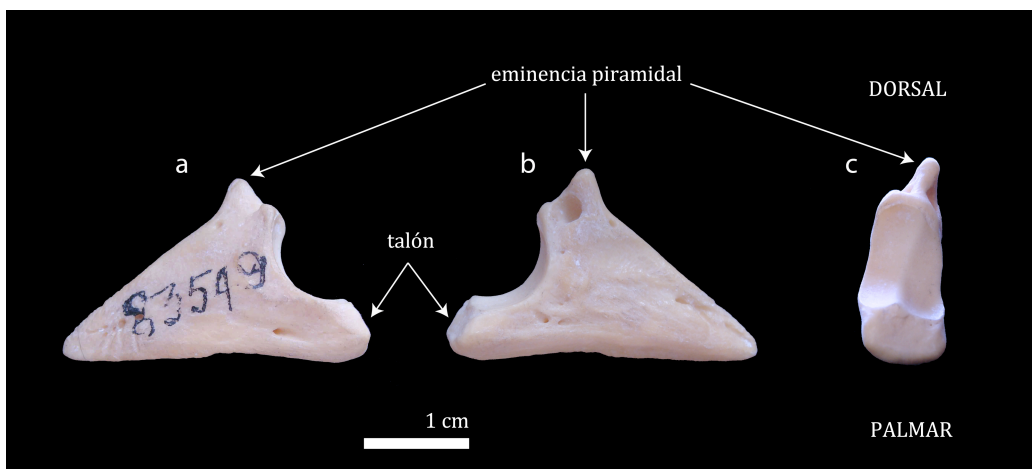


Fig. 69. Falange III en la que se muestran las distintas partes del hueso. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista abaxial; b) vista axial o interdigital; c) vista posterior.

Fig. 69. Third phalanx showing the different parts. Antidorcas marsupialis AMNH 83549. a) abaxial view; b) axial or interdigital view; c) posterior view.

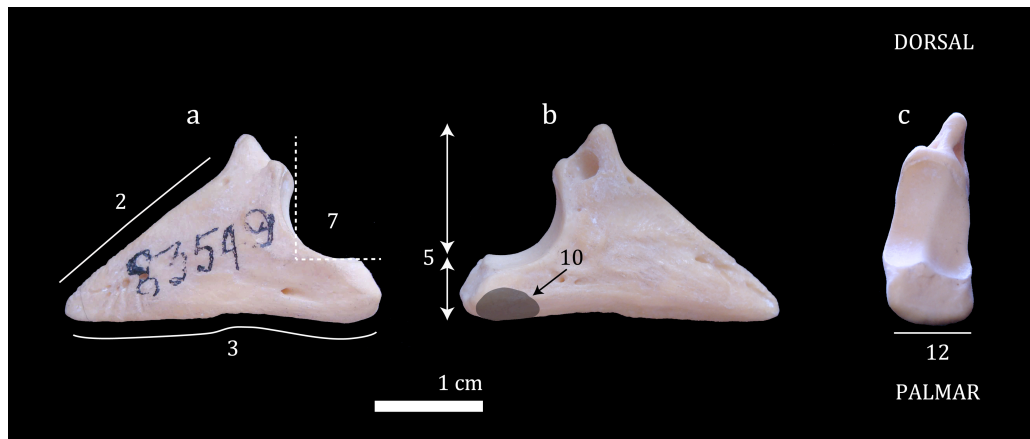


Fig. 70. Falange III en la que se muestran algunas de las variables morfológicas estudiadas. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) vista abaxial; b) vista vista axial o interdigital; c) vista posterior.

Fig. 70. Third phalanx showing some of the studied morphological characters. *Antidorcas marsupialis* AMNH 83549. a) abaxial view; b) axial or interdigital view; c) posterior view.

Se han estudiado 13 caracteres para 33 especies actuales y 6 especies fósiles:

Vista Abaxial

FIII 1) Forma (Heintz, 1970)

- 1 triángulo equilátero
- 2 triángulo escaleno (cada lado es distinto siendo el borde palmar el más largo y el proximal el más corto)
- 3 triángulo isósceles (el borde palmar y el dorsal son más o menos de la misma longitud y más largos que el proximal)

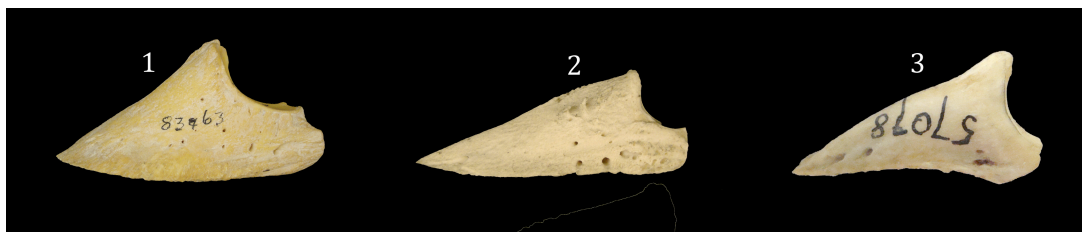


Fig. 71. FIII 1. Falange III. Sin escala. 1) *Taurotragus oryx*; 2) *Tragelaphus spekei*; 3) *Moschus moschiferus*.

Fig. 71. FIII 1. Third phalanx. Without scale. 1) *Taurotragus oryx*; 2) *Tragelaphus spekei*; 3) *Moschus moschiferus*.

FIII 2) Perfil dorsal (#1/#6 Köhler, 1993; #19 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 convexo o anguloso
- 2 más o menos recto, ligeramente convexo o ligeramente cóncavo

Se trata de una combinación de las variables tomadas por Köhler (1993), ya que ésta toma los dos estadios considerados aquí como dos variables diferentes.

FIII 3) Perfil de la superficie palmar (#23 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 convexo, ligeramente convexo o más o menos recto
- 2 cóncavo
- 3 cóncavo-convexo

FIII 4) Diferencia de tamaño entre las falanges anteriores y posteriores

- 1 sí
- 2 no

FIII 5) Tamaño del talón en relación a la altura total de la falange (Heintz; 1970; #21 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 grande; más de la mitad de la falange, o más o menos la mitad de la falange
- 2 pequeño; menos de la mitad de la falange

Aunque la definición de los estadios no es la misma que la definida por DeGusta & Vrba (2005b), se consideran equiparables entre sí (substantial = grande; limited = pequeño).

FIII 6) Proyección posterior del talón respecto al borde dorsal proximal

- 1 el talón se proyecta poco hacia la parte posterior
- 2 el talón se proyecta mucho hacia la parte posterior

En esta parte de la falange se insertan principalmente los tendones del músculo flexor digital profundo, cuya acción consiste en flexionar los dedos, además de ser un extensor auxiliar de la articulación del tarso.

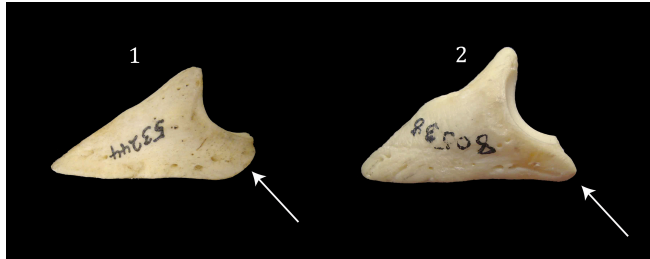


Fig. 72. FIII 6. Falange III. Sin escala. 1) *Tragelaphus scriptus*; 2) *Raphicerus campestris*.

Fig. 72. FIII 6. Third phalanx. Without scale. 1) *Tragelaphus scriptus*; 2) *Raphicerus campestris*.

FIII 7) Ángulo que forman las caras anterior y dorsal de la faceta proximal (#3 Köhler, 1993)

1 $\approx 90^\circ$

2 $> 90^\circ$

FIII 8) Plataforma posterior de apoyo para la falange II (Heintz, 1970; #8 Köhler; #22 DeGusta & Vrba, 2005b)

1 desarrollada

2 poco desarrollada



Fig. 73. FIII 8. Falange III. Sin escala. 1) *Odocoileus virginianus*; 2) *Okapia johnstoni*.

Fig. 73. FIII 8. Third phalanx. Without scale. 1) *Odocoileus virginianus*; 2) *Okapia johnstoni*.

FIII 9) Acuñamiento del talón (#4 Köhler, 1993)

1 acuñado

2 cuadrado-redondeado

Vista Axial

10) Inserción de los ligamentos interdigitales distales

- 1 desarrollado
- 2 poco desarrollado

Estos ligamentos evitan la separación de las falanges de los dedos III y IV.

Vista Palmar

11) Anchura de la superficie palmar

- 1 ancha
- 2 estrecha

Vista Proximal

12) Inclinação de la superficie palmar respecto a la horizontal

- 1 poco inclinada
- 2 inclinada o muy inclinada

13) Eminencia piramidal (Heintz, 1970; #2/#7 Köhler, 1993; #20 DeGusta & Vrba, 2005b)

- 1 muy desarrollada; puede estar bastante ladeada hacia la parte axial
- 2 desarrollada; puede estar totalmente proyectada hacia la parte proximal y ladeada hacia la parte axial
- 3 poco desarrollada o ausente; puede estar proyectada hacia la parte proximal como un pequeño pico

También denominada “proceso extensor”, esta protuberancia alberga el tendón del músculo extensor digital común, cuyo movimiento provoca la extensión en el plano parasagital.

Se trata de una combinación de los caracteres #2 y #7 tomados por Köhler (1993). Nuestros estadios 1 y 2 se corresponderían con el carácter #7 de esta autora, y nuestro estadio 3, con el carácter #2. Proponemos un estadio más ya que la muestra estudiada nos permite diferenciar entre tres grados de desarrollo.

4.4. ANÁLISIS ECOMORFOLÓGICO

La asociación entre los caracteres morfológicos (descritos en el apartado anterior) y las variables ecológicas y etológicas (definidas en el capítulo 2 y analizadas en el capítulo 3), ha sido examinada mediante análisis estadísticos basados en Chi cuadrado (ver Metodología estadística, apartado 2.5.1). También se ha contrastado la asociación de dichos caracteres con la pertenencia a las familias y subfamilias para determinar las posibles correspondencias a nivel filogenético. Las asociaciones estadísticamente significativas y el p valor para cada una de ellas se muestran en las tablas 4.4 a 4.15. De esta manera se simplifica la presentación de los resultados y se favorece su lectura y su comprensión. A su vez, se establece una plantilla sobre la cual poder aplicar la información morfológica aportada por cada especie fósil de manera rápida y simple para inferir su paleoautoecología (capítulo 5). Como información complementaria, las tablas muestran en letra regular los valores correspondientes al estadístico de Pearson o V de Cramer, y en cursiva los valores proporcionados por el estadístico exacto de Fisher (según corresponda en cada caso). Los valores cuya significación es muy alto ($p \leq 0,001$) se han marcado con un asterisco para facilitar su localización en las tablas. Hemos estimado que este nivel de significación de los caracteres morfológicos es lo suficientemente consistente como para considerar dichas variables como indicadores ecológicos válidos, y por ello son propuestos como caracteres ecomorfológicos. Por ello son tenidos en cuenta para realizar la mayor parte de las inferencias ecológicas (ver capítulos 5 y 6). Para aquellos huesos que presentan pocas variables y no se ha establecido ninguna relación de este tipo, se toman como válidos los resultados obtenidos con una significación $0,050 \leq p > 0,001$.

Puesto que buscamos contrastar nuestros resultados con lo dicho anteriormente, debe tenerse en cuenta la gran diferencia en cuanto a diversidad de parámetros ecológicos (ambientales y locomotores) que muestra este trabajo con respecto a las clasificaciones anteriores, lo que

hace que en ocasiones las equivalencias no sean exactas. Además, nuestros resultados deben ser tratados como un conjunto de información, y no como piezas aisladas. Asimismo, los resultados obtenidos en el capítulo 3 (tabla 3.1) proporcionan unos cimientos sólidos en los que apoyarse a la hora de entender las relaciones entre las variables eto-ecológicas, lo que nos ayuda a tener una idea más global de las relaciones obtenidas.

A continuación se exponen y discuten para cada elemento del autopodio los resultados obtenidos en el análisis ecomorfológico:

CARPO

Los carpales no aportan por lo general demasiada información y sólo 3 de los caracteres estudiados muestran una significación $p \leq 0,001$ (1 en el semilunar y 2 en el magnotrapezoide). Esto puede ser debido a su morfología pequeña y compacta, así como a las restricciones al movimiento propias del tipo de articulación que forman.

ESCAFOIDES

Tabla 4.2: Plantilla para el escafoides

VISTA PROXIMAL

1 TAMAÑO PROCESO LATERAL POSTERIOR DISTAL	1 Grande	2 Pequeño
Bioma		<i>Subtropical (0,012)</i>
Sustrato	Forestal (0,047)	
Cobertura vegetal	Matorral (0,047)	

2 DESARROLLO DEL PROCESO LATERAL ANTERIOR PROXIMAL	1 Poco desarrollado	2 Desarrollado
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

3 TAMAÑO DEL PROCESO MEDIAL POSTERIOR DISTAL	1 Grande	2 Pequeño o no existe
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

4 DESARROLLO DEL PROCESO MEDIAL ANTERIOR PROXIMAL	1 Desarrollado	2 Poco desarrollado
Familia	Cervidae (0,020)	
Subfamilia	Capreolinae (0,043)	Antilopinae (0,011)
Sustrato		Arenosos (0,012)

VISTA LATERAL

5 PERFIL DEL BORDE ANTERIOR	1 +/- recto o ligeramente convexo	2 Convexo
Familia		Cervidae (0,012)
Bioma		Mixto3 (0,009)
Peso		> 250 kg. (0,040)

6 PERFIL DEL BORDE POSTERIOR	1 +/- recto o ligeramente convexo	2 Convexo	3 Sinuoso
Peso			65-90 kg. (0,030)
Grupos funcionales	8 (0,033)		8 (0,033)

7 INCLINACIÓN DEL PERFIL POSTERIOR	1 Inclinado hacia la parte distal	2 +/- recto
Sustrato	Forestal (0,049)	

8 PROCESO POSTERIOR DISTAL	1 Poco desarrollado	2 Desarrollado
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

Se observa que 3 de los 8 caracteres morfológicos considerados no han proporcionado ningún resultado significativo y, entre los que sí lo han hecho, ninguno es muy significativo ($p \leq 0,001$). De los resultados positivos se puede extraer que los ciervos, y más concretamente los capreolinos, presentan el proceso medial anterior proximal (Es 4) más desarrollado que los antilopinos. También se puede ver cómo las especies de sustratos forestales presentan en común procesos laterales distales grandes (Es 1), a la vez que se ensanchan posteriormente hacia su parte distal (Es 7). Estas características los hacen más robustos frente a especies subtropicales y/o de ambientes arenosos que presentan procesos más pequeños (Es 1 y Es 4).

SEMILUNAR

Tabla 4.3: Plantilla para el semilunar

VISTA PROXIMAL

1 SIMETRÍA DEL BORDE ANTERIOR	1 +/- simétrico	2 Asimétrico
Nº Bioma	III - Desierto (0,024) IV - Bosque Mediterráneo (0,038)	
Bioma	Mixto 1 (0,040)	

VISTA DISTAL

2 PROCESO LATERAL POSTERIOR DISTAL	1 Pequeño	2 Grande
Familia	Bovidae (0,026)	Cervidae (0,005)
Nº Bioma	III - Desierto (0,012) IV - Bosque Mediterráneo (0,007)	
Bioma		Tropical (0,031) Forestal (0,011)
Sustrato	Montañosos (0,007)	Humedales (0,024)

VISTA MEDIAL

3 PERFIL DEL BORDE POSTERIOR	1 Oblicuo al borde anterior	2 +/- Recto	3 +/- Triangular
Familia		Giraffidae (0,019)	
Subfamilia		Bovinae (0,030)	Bovinae (0,030) Muntiacinae (0,047)
Nº Bioma			V - Laurisilva (0,023)
Locomoción			Galope a saltos (0,041)

VISTA ANTERIOR

4 MORFOLOGÍA Y DESARROLLO DE LA CRESTA ANTERIOR DISTAL	1 Forma de V o escalón poco marcados	2 Forma de V marcada	3 Escalón pronunciado
Familia		Tragulidae (0,014)	Bovidae (0,019)
Subfamilia			Antilopinae (< 0,001)*
Locomoción		Zigzag (0,009)	
Sustrato			Arenosos (0,029)
Peso	90 - 250 Kg. (0,030)		

5 INCLINACIÓN DEL BORDE PROXIMAL	1 Ligeramente inclinado	2 Muy inclinado
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

El dato más interesante a nivel biomecánico viene dado por los resultados del carácter Sm 4 (“morfología y desarrollo de la cresta anterior distal”). Esta cresta determina el grado de articulación entre el semilunar y el par magnotrapezoide-unciforme (ver foto de conjunto en figura 18). Puesto que una mayor articulación permite más movilidad, una cresta

pronunciada va a propiciar movimientos más amplios entre los huesos en un plano próximo-distal, como los que se requieren para los desplazamientos de tipo zigzag. Un escalón pronunciado permitiría asimismo la movilidad necesaria en sustratos arenosos, los cuales presentan poca cohesión y donde movimientos demasiado rígidos pueden provocar lesiones fácilmente.

Podemos ver que los bóvidos presentan morfologías con procesos laterales pequeños (Sm 2), característico también de ambientes abiertos, y crestas anteriores con escalones pronunciados (Sm 4). Los cérvidos por su parte, se caracterizan por presentar procesos laterales grandes, lo cuál también es típico de formas de ambientes boscosos y húmedales.

PIRAMIDAL

Tabla 4.4: Plantilla para el piramidal

VISTA ANTERO-LATERAL

1 TAMAÑO DEL PROCESO DISTAL	1 Largo (1/2-1/3 de la longitud total)	2 Corto (+/- 1/4 de la longitud total)
Nº Bioma		I - Pluvialva (0,030)
Sustrato	Montañosos (0,036)	

VISTA POSTERIOR

2 ORIENTACIÓN DE LA FACETA DEL PISIFORME	1 Lateral	2 Postero-lateral	3 Posterior
Peso	< 10 Kg. (0,009)		< 10 Kg. (0,009)

VISTA MEDIAL

3 SIMETRÍA DEL BORDE PROXIMAL	1 Simétrico o ligeramente asimétrico	2 Asimétrico
Familia	Tragulidae (0,025)	

VISTA ANTERIOR

4 TAMAÑO DEL PROCESO ANTERIOR	1 +/- 1/2 del tamaño total	2 +/- 1/3 del tamaño total
Familia	<i>Cervidae (0,002)</i>	<i>Bovidae (0,002)</i>
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,039)</i>
Nº Bioma		<i>VII - Estepa (0,039)</i>
Bioma		<i>Pradera (0,006)</i> <i>Árido (0,017)</i>
Cobertura vegetal		<i>Llanura Arbolada (0,036)</i> <i>Matorral (0,036)</i>

5 MARCA EN LA SUPERFICIE ANTERIOR DEL PROCESO ANTERIOR	1 Poco marcada	2 Marcada
Familia	<i>Cervidae (0,007)</i>	<i>Bovidae (0,049)</i>
Subfamilia	<i>Capreolinae (0,048)</i>	
Nº Bioma	<i>V - Laurisilva (0,016)</i> <i>VI - Bosque Caducifolio (0,029)</i>	
Bioma	<i>Mixto 3 (0,009)</i>	<i>Árido (0,004)</i>
Locomoción	<i>Zigzag (0,049)</i>	
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,034)</i>	

Este hueso aporta información relevante a pesar del número reducido de caracteres establecidos. En primer lugar, los resultados muestran que el tamaño del proceso distal (Pr 1) está relacionado con sustratos montañosos cuando es largo y con ambientes de pluvisilva cuando es corto. Esto encuentra su explicación si consideramos que cuanto más largo es dicho proceso, menos recorrido presenta a lo largo de la faceta lateral del unciforme, lo que le confiere mayor estabilidad, evitando así riesgo de torceduras en terrenos irregulares. Por otro lado, un proceso corto presenta mayor movilidad, lo que puede ser de utilidad en terrenos boscosos como las pluvisilvas.

En segundo lugar se observa que, aunque el proceso anterior es más pequeño en los bóvidos de ambientes abiertos y áridos que en los cérvidos (Pr 4), los primeros presentan mayores marcas de inserción de tendones en este área que los segundos (Pr 5), especialmente en aquellos de ambientes boscosos muy vegetados donde predomina la locomoción de tipo zigzag.

PISIFORME

Tabla 4.5: Plantilla para el pisiforme

VISTA MEDIAL

1 FORMA	1 Redondeado	2 Alargado anteroposteriormente	3 Alargado proximodistalmente
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,017)</i>	<i>Antilopinae (0,017)</i>
Sustrato		<i>Arenosos (0,017)</i>	<i>Arenosos (0,017)</i>
Peso		<i>10-30 Kg. (0,016)</i>	<i>10-30 Kg. (0,016)</i>

2 ORIENTACIÓN DEL EJE LONGITUDINAL RESPECTO A LA VERTICAL	1 eje longitudinal $\leq 45^\circ$	2 eje longitudinal $> 45^\circ$
Cobertura vegetal	<i>Matorral (0,007)</i>	
Peso		<i>10-30 Kg. (0,042)</i>

VISTA PROXIMAL

3 FORMA	1 Arrifonado o ligeramente arrifonado	2 Forma de guante de boxeo
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

4 ANCHURA LATEROMEDIAL	1 Ancho	2 Estrecho
Nº Bioma		<i>VIII - Taiga (0,026)</i>
Bioma	<i>Árido (0,026)</i>	<i>Mixto 3 (0,005)</i>
Locomoción	<i>Galope ($< 0,001$)*</i>	<i>Zigzag (0,046)</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,046)</i>
Peso		<i>< 10 Kg. (0,012)</i> <i>10-30 Kg. (0,036)</i>
Grupos funcionales	<i>2 (0,034)</i>	

A pesar de que la estructura compacta del pisiforme hace que no se puedan definir demasiados caracteres, observamos cómo la anchura lateromedial (Ps 4) se destaca como un factor relevante desde un punto de vista funcional. Los músculos flexores del carpo se insertan en su superficie posterior, por lo que cuanto más ancho sea este hueso mayor será la superficie de inserción de estos músculos, y más potente será el movimiento de palanca favoreciendo una locomoción de tipo galope. En cambio, un desplazamiento en zigzag requiere mayor laxitud muscular, que permita una adecuada maniobrabilidad por ambientes boscosos, por lo que se verá favorecido por pisiformes más estrechos.

MAGNOTRAPEZOIDE

Tabla 4.6: Plantilla para el magnotrapezoide

VISTA POSTERIOR

1 TAMAÑO DEL LÓBULO LATERAL	1 Estrecho $\leq 1/3$	2 Ancho $> 1/3$
Familia	<i>Cervidae</i> (0,012)	
Subfamilia	<i>Muntiacinae</i> (0,035)	
Locomoción		
		<i>Stotting</i> (0,041)

2 PERFIL PROXIMAL DEL LÓBULO MEDIAL	1 +/- horizontal	2 Inclinado de medial a lateral
Subfamilia	<i>Antilopinae</i> (0,025)	<i>I - Pluvisilva</i> (0,005) <i>II - B. Tropical Deciduo</i> ($< 0,001$)*
Nº Bioma		
Bioma	Árido (0,037)	
Cobertura vegetal	Llanura Herbácea (0,036)	Tropical (0,022) Mixto 3 (0,036) Bosque Denso (0,036)

VISTA PROXIMAL

3 VARIACIÓN DE TAMAÑO ANTEROPOSTERIOR LÓBULO LATERAL	1 +/- se mantiene la anchura anteroposteriormente	2 Se estrecha o ensancha hacia la parte posterior
Familia	<i>Bovidae</i> (0,039)	<i>Cervidae</i> (0,008)
Subfamilia		<i>Capreolinae</i> (0,028)
Nº Bioma		<i>I - Pluvisilva</i> (0,027)
Locomoción		Zigzag (0,043)
Sustrato	<i>Pedregosos</i> (0,010)	
Cobertura vegetal		Bosque Denso (0,043)
Grupos funcionales		1 (0,003)

4 FORMA DEL BORDE POSTERIOR	1 Dos lóbulos de distinto tamaño	2 Dos lóbulos de +/- igual tamaño	3 No hay dos lóbulos diferenciados
Familia	<i>Bovidae</i> ($< 0,001$)*	<i>Bovidae</i> ($< 0,001$)*	<i>Cervidae</i> ($< 0,001$)*
Subfamilia	<i>Antilopinae</i> (0,002)	<i>Antilopinae</i> (0,002)	
Bioma	Árido (0,013)	Árido (0,013)	
Locomoción		Galope (0,017)	Galope (0,017)
Sustrato	<i>Arenosos</i> (0,001)* <i>Pedregosos</i> (0,033) <i>Montañosos</i> (0,025)	<i>Arenosos</i> (0,001)* <i>Pedregosos</i> (0,033) <i>Montañosos</i> (0,025)	
Cobertura vegetal		Llanura Herbácea (0,046)	Bosque Denso (0,046)

5 INCLINACIÓN DEL BORDE POSTERIOR	1 +/- al mismo nivel	2 Inclinado hacia la parte medial
Locomoción		Zigzag (0,040) Stotting (0,036)

Los resultados proporcionados por el magnotrapezoide también aportan relaciones ecológicas importantes a pesar del número reducido de variables morfológicas estudiadas. El carácter Mg 2 (“perfil proximal del lóbulo medial”) está relacionado en parte con el carácter Mg 4 del

semilunar (“morfología y desarrollo de la cresta anterior distal”), ya que ambas superficies determinan el grado de articulación entre estos dos huesos. Cuanto mayor sea el ángulo de la superficie proximal del magnotrapezoide, mayor será el ángulo de la superficie distal del semilunar, puesto que ambos huesos están encajados. Del mismo modo que explicábamos para el semilunar, una mayor articulación de los huesos del carpo entre sí favorece la eversión, que evita el riesgo de lesiones en desplazamientos por terrenos irregulares, así como en los bosques densos y determinadas zonas de pluvisilvas y bosques tropicales deciduos. En cambio, ángulos pequeños restringen el movimiento lateral entre estos huesos, lo que es necesario en ambientes abiertos como las llanuras herbáceas, en las que los movimientos parasagitales propios del galope son los más ventajosos.

En cuanto a las asociaciones con los grupos taxonómicos, observamos que los cérvidos presentan lóbulos laterales estrechos (Mg 1) y cuya anchura varía anteroposteriormente (Mg 3), aunque su perfil posterior no revela dos lóbulos sino que es más o menos continuo (Mg 4). Estas características se relacionan también con ambientes forestales de bosques densos y/o pluvisilvas. Los bóvidos, por el contrario, presentan magnotrapezoides con lóbulos laterales que mantienen su anchura anteroposterior (Mg 3) y con dos lóbulos diferenciados en su borde posterior (Mg 4), lo que también se asocia a llanuras y sustratos arenosos, pedregosos y montañosos.

UNCIFORME

Tabla 4.7: Plantilla para el unciforme

VISTA DISTAL

1 TAMAÑO DE LA PARTE POSTERIOR DISTAL RESPECTO A LA ANTERIOR PROXIMAL	1 $\approx 1/2$	2 $\approx 1/3$	3 $\leq 1/4$
Subfamilia	Hippotraginae (0,030)		
Bioma		Mixto 2 (0,026)	Mixto 2 (0,023)
Peso	90 - 250 Kg. (0,045)		

VISTA LATERAL

2 UNIÓN ENTRE LA PROMINENCIA PROXIMAL Y EL CUERPO DISTAL	1 Unidos por un escalón < 90°	2 Unidos por un escalón > 90°
Bioma	Árido (0,026)	

3 INCLINACIÓN DE LA PROMINENCIA PROXIMAL	1 +/- horizontal	2 Inclinado hacia la parte anterior
Familia	Cervidae (0,039)	
Nº Bioma	VI - Bosque Caducifolio (0,003)	

VISTA MEDIAL

4 FACETA DE ARTICULACIÓN POSTERIOR CON EL MAGNOTRAPEZOIDE	1 Una sola faceta continua	2 Dos facetas separadas
Familia	Bovidae (0,043)	Cervidae (0,026)
Bioma	Árido (0,002)	Mixto 3 (0,043)
Sustrato	Arenosos (0,011) Pedregosos (0,011)	

El unciforme es uno de los huesos del carpo que menos información ecológica ha proporcionado. Entre los resultados obtenidos se puede destacar la relación entre los bóvidos y una faceta de articulación con el magnotrapezoide continua (Un 4). Una faceta continua implica un mayor contacto entre el unciforme y el magnotrapezoide, lo que favorece una mayor movilidad del carpo, ventajosa en terrenos irregulares como sustratos arenosos y pedregosos.

TARSO

Los resultados proporcionados por los tarsales son sustancialmente mejores que los del carpo, ya que se trata de una articulación que presenta gran movilidad y cuyos huesos participan activamente en la locomoción.

ASTRÁGALO

Tabla 4.8: Plantilla para el astrágalo

VISTA ANTERIOR

1 ANCHURA DE LA POLEA DISTAL RESPECTO A LA PROXIMAL	1 ligeramente más ancha la polea distal que la proximal	2 +/- del mismo tamaño	3 ligeramente más estrecha la polea distal que la proximal
Familia		Giraffidae (0,004)	Giraffidae (0,004)
Subfamilia			Giraffinae (0,021)
Cobertura vegetal	Llanura Herbácea (0,023)		

2 DESARROLLO DEL PROCESO MEDIAL PROXIMAL	1 Desarrollado	2 Poco desarrollado
Bioma	<i>Templado (0,047)</i>	

3 SIMETRÍA LONGITUDINAL	1 Asimétrico	2 Ligeramente asimétrico
Bioma	Mixto2 (0,023)	
Grupos funcionales		<i>2 (0,046)</i>

4 ÁNGULO TROCLEAR	1 Eje axial +/- vertical	2 Eje axial inclinado
Familia		<i>Tragulidae (0,010)</i>
Nº Bioma		<i>I - Pluvialva (0,050)</i>
Locomoción	<i>Galope (0,030)</i>	<i>Zigzag (0,013)</i> <i>Galope a saltos (0,027)</i>
Sustrato	<i>Limpio (0,029)</i>	
Grupos funcionales		<i>8 (0,040)</i>

5 DESARROLLO DEL PROCESO MEDIAL ANTERIOR	1 Poco o muy poco desarrollado	2 Desarrollado
Familia	<i>Tragulidae (0,016)</i>	<i>Bovidae (0,022)</i>
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,023)</i>

6 DIFERENCIA DE ANCHURA ENTRE LOS CÓNDILOS DE LA POLEA DISTAL	1 +/- del mismo tamaño	2 Asimétrico; cóndilo medial más estrecho que el lateral
Locomoción	<i>Stotting (0,011)</i>	<i>Zigzag (0,025)</i>

7 DIFERENCIA DE MORFOLOGÍA ENTRE LOS CÓNDILOS DE LA POLEA DISTAL	1 Ambos cóndilos redondeados	2 Cóndilo medial redondeado y lateral anguloso	3 Ambos cóndilos angulosos
Subfamilia	<i>Antilopinae (< 0,001)*</i>		<i>Hydropotinae (0,022)</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,011)</i>	
Peso	<i>10-30 Kg. (0,027)</i>		<i>10-30 Kg. (0,027)</i>

8 DESARROLLO DEL PROCESO LATERAL ANTERIOR	1 Poco o muy poco desarrollado	2 Desarrollado
Nº Bioma		<i>I - Pluvialva (0,002)</i>
Bioma		<i>Tropical (0,016)</i>

9 TAMAÑO DE LA FOSA ANTERIOR CENTRAL	1 Grande	2 Pequeña
Familia		<i>Cervidae (0,045)</i>
Subfamilia		<i>Muntiacinae (0,033)</i>

10 PROFUNDIDAD DE LA FOSA CENTRAL ANTERIOR	1 Poco profunda	2 Profunda
Bioma		<i>Árido (0,022)</i>
Locomoción		<i>Stotting (0,010)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,046)</i> <i>Bosque Claro (0,032)</i>	<i>Llanura Herbácea (0,007)</i>

11 DESARROLLO DE LA CRESTA ANTERIOR CENTRAL	1 Poco desarrollada	2 Casi inexistente
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,020)</i>

VISTA MEDIAL

12 ANCHURA DEL SURCO ANTERIOR PROXIMAL	1 Ancho	2 Estrecho
Familia		<i>Tragulidae (0,007)</i>
Bioma		<i>Tropical (0,018)</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,007)</i>
Peso		<i>< 10 Kg. (0,004)</i>
Grupos funcionales		<i>7 (0,017)</i>

13 DESARROLLO DE LA CRESTA DEL SURCO ANTERIOR PROXIMAL	1 Bien definido	2 Poco definido
Locomoción	<i>Galope (0,004)</i>	<i>Bosque Denso (0,008)</i>
Sustrato	<i>Humedales (0,010)</i>	
Cobertura vegetal	<i>Matorral (0,049)</i> <i>Llanura Herbácea (0,049)</i>	

14 FACETA DE ARTICULACIÓN DEL SURCO ANTERIOR PROXIMAL	1 Definida	2 Poco definida
Familia		<i>Tragulidae (0,032)</i>

15 FOSA MEDIAL DISTAL	1 Protuberancia	2 Concavidad
Familia	<i>Bovidae (0,009)</i>	<i>I - Pluvialva (0,20)</i>
Nº Bioma	<i>III - Desierto (0,025)</i> <i>IV - Bosque Mediterráneo (0,016)</i>	
Bioma	<i>No Forestal (0,016)</i>	
Locomoción	<i>Galope (0,002)</i>	<i>Tropical (0,029)</i>
Cobertura vegetal	<i>Llanura Arbolada (0,048)</i>	<i>Bosque Denso (0,001)*</i>

16 DESARROLLO DEL PROCESO MEDIAL ANTERIOR CENTRAL	1 Desarrollado	2 Poco o muy poco desarrollado
Familia		<i>Giraffidae (0,038)</i>

17 DESARROLLO DEL PROCESO POSTERIOR PROXIMAL	1 Desarrollado	2 Poco desarrollado o inexistente
Nº Bioma		<i>I - Pluvialva (0,047)</i>
Sustrato		<i>Humedales (0,042)</i>

18 DESARROLLO DEL PROCESO POSTERIOR CENTRAL	1 Desarrollado	2 Poco desarrollado o inexistente
Familia	<i>Giraffidae (0,048)</i>	
Peso	<i>> 250 Kg. (0,045)</i>	
Grupos funcionales	<i>10 (0,016)</i>	

VISTA POSTERIOR

19 BORDE LATERAL DE LA FACETA SUSTENTACULAR	1 Se estrecha hacia la parte distal	2 Se mantiene +/- vertical
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

20 DIFERENCIA DE TAMAÑO ENTRE CÓNDILOS DE LA POLEA PROXIMAL	1 Lateral mucho más alto que medial	2 Lateral más o un poco más alto que medial
Familia	<i>Giraffidae (0,009)</i>	

21 FOSA DISTAL POSTERIOR	1 Marcada	2 Poco marcada
Sustrato		<i>Nevados (0,023)</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Claro (0,012)</i>

22 FOSA PROXIMAL	1 Marcada	2 Poco marcada
Familia	Bovidae (0,040)	
Subfamilia	Antilopinae (0,006)	
Nº Bioma	II - B. Trop. Deciduo (0,037) IV - Bosque Mediterráneo (0,046)	
Locomoción	Galope a saltos (0,026) Stotting (0,018)	
Peso	10-30 Kg. (0,025)	

23 FACETA DE ARTICULACIÓN CON EL PROCESO MEDIAL DEL CUBONAVICULAR	1 Muy marcada	2 Poco marcada
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

VISTA LATERAL

24 ANCHURA DE LA CRESTA ANTERIOR DEL CÓNDILO PROXIMAL	1 Estrecha	2 Ancha
Familia	Cervidae (0,030)	
Nº Bioma	I - Pluvial (0,034) V - Laurisilva (0,016) VIII - Taiga (0,034)	
Bioma	Mixto 3 (< 0,001)*	No Forestal (< 0,001)* Árido (< 0,001)*
Cobertura vegetal	Bosque Denso (0,011)	

25 DESARROLLO DE LA CRESTA ANTERIOR DEL CÓNDILO PROXIMAL	1 Marcada	2 Poco marcada
Nº Bioma	II - B. Trop. Deciduo (0,047)	

26 AFILAMIENTO DE LA CRESTA ANTERIOR DEL CÓNDILO PROXIMAL	1 Presenta una cresta más estrecha	2 No presenta una cresta más estrecha
Nº Bioma		II/III - Sabana (0,044)
Bioma	Templado (0,038)	

27 LÍMITE DISTAL DE LA CRESTA ANTERIOR DEL CÓNDILO PROXIMAL	1 Acaba abruptamente	2 No acaba abruptamente
Bioma	Mixto1 (< 0,001)*	Húmedo (0,041)
Locomoción	Stotting (0,035)	
Cobertura vegetal	Llanura Arbolada (0,034)	

28 DESARROLLO DE LA CONCAVIDAD ANTERIOR	1 Marcada	2 Poco marcada	3 No existe
Familia			<i>Tragulidae (0,033)</i>
Bioma	<i>Mixto2 (0,022)</i>		
Sustrato	<i>Montañosos (0,037)</i>		
Cobertura vegetal		<i>Matorral (0,004)</i>	

29 FACETA ASTRÁGALO-CALCANEAL	1 Continua	2 Discontinua
Locomoción	<i>Galope a saltos (0,031)</i> <i>Stotting (0,010)</i>	
Peso	<i>30-65 Kg. (0,047)</i>	
Grupos funcionales	<i>1 (0,022)</i>	

30 DIFERENCIA ENTRE LA PORCIÓN PROX. Y DIST. DE LA FACETA ASTRÁGALO-CALCANEAL	1 Proximal más profunda	2 Distal más profunda
Peso		<i>< 10 Kg. (0,029)</i>
Grupos funcionales		<i>7 (0,015)</i>

31 PERFIL BORDE POSTERIOR DISTAL	1 En línea	2 Escalón o surco ancho	3 Escalón o surco pequeño
Nº Bioma	<i>IV - Bosque Mediterráneo (0,024)</i> <i>VIII - Talga (0,018)</i>		<i>VIII - Talga (0,018)</i>
Sustrato	<i>Nevados (0,024)</i>		<i>Nevados (0,024)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Claro (0,001)*</i>		<i>Bosque Claro (0,001)*</i>
Grupos funcionales		<i>2 (0,031)</i>	

32 TAMAÑO DEL PROCESO LATERAL POSTERIOR DE LA POLEA PROXIMAL	1 Grande	2 Pequeño
Familia		<i>Tragulidae (0,008)</i>
Nº Bioma		<i>I - Pluvial (0,012)</i>
Bioma		<i>Tropical (0,040)</i> <i>Forestal (0,023)</i>
Sustrato	<i>Limpio (0,031)</i>	

33 PROYECCIÓN DEL PROCESO LATERAL POSTERIOR DE LA POLEA PROXIMAL	1 Se proyecta posteriormente	2 No se proyecta posteriormente
Familia		<i>Tragulidae (0,014)</i>
Peso	<i>30-65 Kg. (0,033)</i>	<i>65-90 Kg. (0,008)</i>
Grupos funcionales		<i>7 (0,031)</i>

VISTA PROXIMAL

34 SIMETRÍA LATEROMEDIAL DE LA POLEA PROXIMAL EN BORDE ANTERIOR	1 Asimétrica; cóndilo lateral más ancho que el medial	2 Simétrica; cóndilos +/- del mismo grosor
Familia		<i>Tragulidae (0,008)</i>

35 SIMETRÍA ANTEROPOSTERIOR DE LA POLEA PROXIMAL EN SU BORDE POSTERIOR	1 Cóndilo medial mucho más largo que lateral	2 Cóndilo medial más largo que lateral
Familia	<i>Cervidae (0,017)</i>	

36 ÁNGULO INCLINACIÓN POLEA PROXIMAL RESPECTO AL EJE AXIAL	1 $< 15^\circ$	2 $\geq 15^\circ$
Familia		<i>Bovidae (0,045)</i>

VISTA DISTAL

37 DESARROLLO DE LA FOSA DISTAL	1 Marcada	2 Poco marcada
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

Se observa que sólo 3 de las 37 variables consideradas no han proporcionado ningún resultado significativo.

De los 4 caracteres tomados de Gentry (1970), se han encontrado adaptaciones cursoriales en 3 de ellos, ya sea de forma directa (As 13 y As 15) o indirecta (As 10), es decir, a partir de correlaciones ambientales. En cuanto a los caracteres tomados de Hussain et al. (1983) nuestros resultados coinciden en la relación entre la familia Tragulidae y los astrágalos con trócleas no alineadas (As 4), mientras que no apoyan la relación establecida por estos autores entre esta familia y la ausencia de procesos laterales anteriores (As 8). El resto de sus variables (As 13, v 14 y As 23) no muestra ningún tipo de asociación con grupos taxonómicos, ni en sus resultados ni en los nuestros. Por último, hemos analizado los 6 caracteres estudiados por DeGusta & Vrba (2005b) y, a diferencia de estos autores, podemos establecer relaciones ambientales con todos ellos, excepto con el carácter As 14, que ofrece información a nivel filogenético.

Discusión de los caracteres ecomorfológicos

- **As 4 “Ángulo troclear”**

La no-alineación de las trócleas del astrágalo es un rasgo primitivo (Hussain et al., 1983) que está muy relacionado con la locomoción. Como se puede ver a partir de nuestros análisis, las especies que presentan astrágalos con ejes inclinados muestran locomociones de tipo zigzag y galope a saltos, las cuales se ven favorecidas por ligeras eversions del tobillo. En cambio, en los astrágalos que mantienen su eje más o menos vertical el movimiento se desarrolla en el plano parasagital.

- **As 6 “Diferencia de anchura entre los cóndilos de la polea distal”**

También este carácter parece tener importantes implicaciones locomotrices, ya que las dos morfologías definidas (cóndilos distales del

mismo tamaño, o cóndilo medial más estrecho que el lateral) están relacionadas con el stotting y el zigzag respectivamente. La explicación se encuentra probablemente en los requerimientos biomecánicos exigidos por cada uno, ya que el astrágalo es el hueso que transmite el peso de la parte superior de la pata al pie. El stotting es un movimiento en el que las pezuñas tocan el suelo a la vez, por lo que las fuerzas ejercidas durante el aterrizaje necesariamente tienen que repartirse por igual sobre el pie para evitar lesiones. Sin embargo, durante los movimientos en zigzag se ejercen distintas fuerzas sobre los cóndilos, soportando mayor presión los cóndilos laterales que los mediales puesto que el peso del cuerpo se desplaza hacia la parte lateral del pie con los cambios bruscos de dirección.

- **As 7 “Diferencia de morfología entre los cóndilos de la polea distal”**

Se muestra una relación entre cóndilos laterales angulosos y bosques densos, lo cuál se podría considerar como un rasgo primitivo puesto que los primeros rumiantes presentaban cubonaviculares separados (Rose, 1982; Hussain et al., 1983; Estes, 1991). Los antilopinos representarían de ese modo el estadio más avanzado al no mostrar ningún rasgo de dicha separación ancestral.

- **As 10 “Profundidad de la fosa central anterior”**

Nuestros resultados son comparables a los de Gentry (1970) puesto que se encuentran relaciones significativas entre la presencia de una fosa profunda y el stotting, los biomas áridos y las llanuras herbáceas, variables estrechamente relacionadas con el galope. Esta fosa se muestra relevante desde una perspectiva biomecánica ya que determina la articulación anterior con la tibia. Así, a mayor profundidad, mayor será el grado de articulación, favoreciendo los movimientos en el plano parasagital. Sin embargo, el desplazamiento en ambientes forestales no se ve favorecido por ese “encarrilamiento” de los huesos, por lo que la fosa es más somera.

- **As 24 “Anchura de la cresta anterior del cóndilo proximal”**

Una cresta ancha proporciona mayor superficie para el agarre de tendones, lo que repercute en los movimientos parasagiales propios de ambientes áridos y de pradera.

Se puede resumir que los astrágalos de especies que habitan ambientes abiertos y sustratos limpios presentan por lo general procesos más grandes, marcas más desarrolladas y fosas más profundas (As 10, As 13, As 15, As 24, As 27, As 32) que aquellos de ambientes más boscosos (As 7, As 10, As 12, As 13, As 15, As 17, As 24, As 32). Esta diferencia se hace patente también entre los astrágalos de bóvidos, que muestran marcas fuertes (As 5, As 15 y As 22), y los procesos poco desarrollados, fosas pequeñas y crestas estrechas de los cérvidos (As 9, As 24) y tragúlidos (As 5, As 12, As 14, As 28, As 32).

En cuanto a los tipos de locomoción, los astrágalos con ejes axiales inclinados (As 4) y cóndilos distales de diferente tamaño (As 6), son típicos de desplazamientos en zigzag. El galope se caracteriza por astrágalos con ejes axiales verticales (As 4) y una protuberancia marcada en la fosa medial distal (As 15). El stotting por su parte, es típico de especies que presentan astrágalos simétricos en anchura en su polea distal (As 6), una fosa anterior central profunda (As 10) y un límite distal muy neto de la cresta anterior del cóndilo proximal (As 27). No se ha observado ningún carácter en el que el galope y el stotting aparezcan relacionados. Sin embargo, tanto el galope a saltos como el stotting, los dos tipos de locomoción a saltos en terrenos no escarpados, presentan en común el desarrollo de fosas posteriores proximales profundas (As 22) y facetas astrágalo-calcaneales continuas (As 29), lo que parece tener algún tipo de implicación biomecánica que favorece los saltos.

CALCÁNEO

Tabla 4.9: Plantilla para el calcáneo

VISTA POSTERIOR

1 ENGROSAMIENTO DEL CUELLO	1 Se engrosa ligeramente	2 Se engrosa notablemente
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,001)</i>	
Sustrato	<i>Arenosos (0,021)</i>	
Grupos funcionales		
		4 (0,021)

2 SURCO TENDINOSO	1 No existe o poco marcado	2 Marcado
Familia	Cervidae (0,031)	Bovidae (0,004)

3 SURCO DEL TUBER CALCÁNEO	1 Poco marcado	2 Marcado
Familia	<i>Giraffidae (0,040)</i>	<i>Cervidae (0,010)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Claro (0,042)</i>	

4 CURVATURA DE LA FACETA DE ARTICULACIÓN CON EL CUBONAVICULAR	1 Curvada hacia la parte medial	2 Ligeramente curvada hacia la parte medial
Familia	Cervidae (0,038)	<i>Tragulidae (0,049)</i>
Subfamilia		<i>Antilopinae (< 0,001)*</i>
Bioma	Mixto 3 (0,006)	Árido (0,001)*
Sustrato		<i>Arenosos (0,001)*</i>
Grupos funcionales		<i>Pedregosos (0,026)</i>
		7 (0,034)

5 FORMA DEL BORDE LATERAL DEL CUERPO	1 No se engrosa mucho	2 Se engrosa mucho
Familia		<i>Giraffidae (0,040)</i>
Subfamilia		<i>Caprinae (0,040)</i>
Locomoción		<i>Escalada (0,039)</i>
Sustrato		<i>Limpios (0,021)</i>
Grupos funcionales		4 (0,011)

VISTA MEDIAL

6 RELACIÓN DE ALTURA ENTRE LOS LÓBULOS DEL TUBER CALCÁNEO	1 Posterior ligeramente más elevado que el anterior	2 Posterior más elevado que el anterior
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,017)</i>	
Nº Bioma	VII - <i>Estepa (0,028)</i>	

7 RELACIÓN DE ANCHURA ANTEROPOSTERIOR ENTRE LOS LÓBULOS DEL TUBER CALCÁNEO	1 Lóbulo posterior más grande	2 +/- del mismo tamaño	3 Lóbulo posterior más pequeño
Familia	<i>Cervidae (0,004)</i>		
Nº Bioma		II - <i>B. Tropical Deciduo (0,039)</i> II/III - <i>Sabana (0,026)</i>	II - <i>B. Tropical Deciduo (0,039)</i> II/III - <i>Sabana (0,023)</i>
Sustrato			<i>Montañosos (0,030)</i>

8 DESARROLLO DEL PICO ANTERIOR DEL TUBER CALCÁNEO	1 Desarrollado	2 Poco desarrollado
Familia	Bovidae (0,037)	
Nº Bioma	III - Desierto (0,037)	I - <i>Pluvilsilva</i> (0,009)
Bioma	Mixto 1 (0,043)	Tropical (0,025)
Locomoción	Galope (0,037)	
Cobertura vegetal	Llanura Herbácea (0,031)	Bosque Denso (0,005)

9 ANCHURA PROXIMO-DISTAL DEL SUSTENTACULUM TALI	1 Ancho	2 Estrecho
Familia	Cervidae (< 0,001)*	Bovidae (0,016) Tragulidae (0,035)
Subfamilia		Antilopinae (< 0,001)*
Nº Bioma	V - <i>Laurisilva</i> (0,003) VIII - <i>Taiga</i> (0,015)	
Bioma	Mixto 3 (< 0,001)*	Árido (< 0,001)*
Sustrato		Arenosos (0,022)
Cobertura vegetal	Bosque Claro (0,033)	
Grupos funcionales		7 (0,043)

10 PERFIL PROXIMAL DEL SUSTENTACULUM TALI	1 Redondeado	2 Alargado
Familia	Cervidae (0,002)	Bovidae (< 0,001)*
Bioma	Mixto 3 (0,002)	No Forestal (0,031) Árido (< 0,001)*
Cobertura vegetal		Llanura Arbolada (0,011)

11 LÍMITE ANTERIOR DEL PROCESO CORACOIDE	1 Termina +/- en línea con el lóbulo posterior del tuber	2 Termina anteriormente al lóbulo posterior del tuber	3 Termina posteriormente al lóbulo posterior del tuber
Familia	Cervidae (< 0,001)*	Bovidae (0,008)	Bovidae (0,008)
Subfamilia			Hippotraginae (0,038)
Cobertura vegetal	Matorral (0,036)		

12 LÍMITE DEL ÁNGULO POSTERIOR PROXIMAL DEL SUSTENTACULUM TALI	1 Llega al borde posterior del calcáneo	2 No llega al borde posterior del calcáneo
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

13 INCLINACIÓN DEL BORDE PROXIMAL DEL SUSTENTACULUM TALI	1 +/- horizontal	2 inclinado hacia la parte posterior
Familia	Bovidae (0,004)	Cervidae (0,039)
Subfamilia	Antilopinae (< 0,001)*	
Nº Bioma	II/III - Sabana (0,006) III - Desierto (0,004)	
Bioma	Mixto 1 (0,018) No Forestal (0,013) Árido (0,003)	Tropical (0,012) Forestal (0,005)
Locomoción	Stotting (0,002)	
Sustrato	Arenosos (0,007) Pedregosos (0,027)	
Cobertura vegetal		Bosque Denso (0,003)
Grupos funcionales	2 (0,007)	

14 PARALELISMO DE LOS BORDES ANTERIOR Y POSTERIOR DEL CUELLO	1 Se ensancha hacia distal	2 +/- Paralelos
Familia		<i>Tragulidae (0,010)</i>
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,050)</i>	
Nº Bioma		<i>I - Pluvialva (0,003)</i>
Bioma	<i>Mixto 1 (0,027)</i>	<i>Tropical (0,038)</i>
Cobertura vegetal	<i>Llanura Herbácea (0,008)</i>	<i>Bosque Denso (0,008)</i>

15 INCLINACIÓN DE LA FACETA ASTRAGALAR DISTAL	1 +/- paralela	2 Oblicua
Familia	<i>Cervidae (0,002)</i>	<i>Bovidae (0,005)</i>
Subfamilia	<i>Capreolinae (0,005)</i>	
Nº Bioma	<i>V - Laurisilva (0,011)</i>	
Bioma	<i>Mixto 3 (0,047)</i>	<i>Árido (0,013)</i>
Sustrato		<i>Arenosos (0,002)</i> <i>Pedregosos (0,001)*</i> <i>Montañosos (0,024)</i>

16 ÁNGULO DE INCLINACIÓN DE LA FACETA SUSTENTACULAR DEL CALCÁNEO	1 ≤ 30°	2 > 30°
Familia		<i>Tragulidae (0,002)</i>
Bioma		<i>Tropical (0,024)</i>

VISTA LATERAL

17 PERFIL DISTAL FACETA DE ARTICULACIÓN CON EL CUBONAVICULAR EN LA APÓFISIS DISTAL	1 Cóncava	2 Ligeramente cóncava	3 Recta
Bioma	<i>Mixto 3 (0,021)</i>	<i>Árido (0,010)</i>	<i>Árido (0,012)</i>
Locomoción		<i>Galope (0,012)</i> <i>Stotting (0,028)</i>	<i>Galope (0,008)</i> <i>Stotting (0,040)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,005)</i>		
Grupos funcionales		<i>2 (0,047)</i>	<i>2 (0,039)</i>

18 TAMAÑO DE LA TRÓCLEA FIBULAR	1 Prominente	2 Poco prominente
Nº Bioma	<i>I - Pluvialva (0,026)</i>	

19 TAMAÑO DEL PROCESO CORACOIDE	1 Poco prominente	2 Prominente	3 Muy prominente
Familia			<i>Giraffidae (0,017)</i>
Bioma		<i>Mixto 3 (0,020)</i>	
Locomoción		<i>Galope (0,026)</i>	<i>Galope (0,026)</i>
Sustrato		<i>Limplos (0,002)</i>	<i>Limplos (0,002)</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Claro (0,002)</i>	<i>Bosque Claro (0,002)</i>
Peso	<i>< 10 Kg. (0,014)</i>		

20 BORDE POSTERIOR ENTRE EL CUELLO Y LA APÓFISIS	1 Recto o ligeramente convexo	2 Convexo
Sustrato		<i>Arenosos (0,040)</i>

21 TAMAÑO DE LA APÓFISIS DISTAL	1 1/3 - 1/4 de la longitud total	2 1/5 - 1/8 de la longitud total
Bioma	<i>Árido (0,037)</i>	<i>Mixto 3 (0,038)</i>
Sustrato	<i>Arenosos (0,018)</i>	
Cobertura vegetal	<i>Llanura Arbolada (0,018)</i>	<i>Bosque Denso (0,046)</i>

VISTA ANTERIOR

22 DIFERENCIA DE LONGITUD ENTRE LA FACETA FIBULAR Y LA PARTE DISTAL DE LA APÓFISIS	1 +/- mismo tamaño	2 Faceta del maleolar más corta
Locomoción	Galope (0,025)	
Sustrato	Humedales (0,038)	

23 ORIENTACIÓN DEL EJE ANTERIOR DEL CUELLO	1 < 15°	2 ≥ 15°
Familia	Tragulidae (0,004)	

Los resultados a partir del análisis de faunas actuales difieren de lo establecido por Heintz (1970) en los caracteres Cc 2, Cc 3 y Cc 10. Aquellos obtenidos para las variables Cc 4 y Cc 14 coinciden sólo parcialmente, ya que lo que este autor hace extensible a la familia Bovidae, en nuestros análisis sólo aparece relacionado con los antilopinos. Únicamente aquellos resultados obtenidos para el carácter #15 coinciden totalmente con lo establecido por él para diferenciar entre bóvidos y cérvidos.

Discusión de los caracteres ecomorfológicos

- **Cc 4 “Curvatura de la faceta de articulación con el cubonavicular” y Cc 17 “Perfil distal de la faceta de articulación con el cubonavicular en la apófisis distal”**

Discutimos estos dos caracteres juntos ya que ambos están muy relacionados a nivel biomecánico. Tanto la forma como la curvatura de esta faceta determinan el grado de articulación entre el calcáneo y el cubonavicular, y por consiguiente de toda la musculatura que sustentan. Podemos interpretar que cuanto mayor es el grado de curvatura y la concavidad de esta faceta, más amplio es el movimiento lateromedial del calcáneo sobre el cubonavicular. De este modo, las especies que requieren más maniobrabilidad en sus movimientos, presentan facetas cóncavas. Por el contrario, una faceta poco curvada y más o menos recta restringirá el movimiento al plano anteroposterior.

Los resultados muestran además asociaciones significativas tanto con los tragúlidos como con los antilopinos de ambientes áridos arenosos y pedregosos. Esta relación es cuanto menos llamativa, ya que los

ambientes en los que se encuentran los tragúlidos se diferencian considerablemente de este tipo de hábitats, por lo que se podrían descartar adaptaciones de tipo ambiental. Una posible opción sería considerar que este estadio constituye una característica ancestral mantenida por los antilopinos, aunque habría que realizar otro tipo de análisis para comprobar dicha hipótesis.

- **cc 15 “Inclinación de la faceta astragalar distal”**

Esta faceta articula con la faceta astragalar distal del astrágalo, por lo que determina el grado de articulación entre estos dos huesos. Facetas más adelantadas anteriormente permitirán una mayor rotación del astrágalo, y por tanto, una mayor flexión de la tibia sobre el métapodo III-IV. Schaefer (1947) manifiesta que la variación en la posición de dicha faceta en el astrágalo está relacionada con un aumento de la articulación del eje del tobillo respecto al eje longitudinal de la pata. La evolución de movimientos de inversión-eversión, desde los ferungulados más primitivos, a la rotación anteroposterior propia de los ungulados más avanzados (Schaefer, 1947), nos aproxima a la idea de que cuanto más adelantada esté la faceta astragalar (más paralela al eje longitudinal del cuello del calcáneo), mayor será esta rotación.

En función de los resultados obtenidos podemos establecer que los taxones propios de biomas de tipo laurisilva presentarán mayor flexión entre el zeugopodio y el autopodio del miembro posterior que aquellos de ambientes arenosos, pedregosos o montañosos.

- **cc 19 “Tamaño del proceso coracoide”**

El proceso coracoide actúa como punto de anclaje anterior de la parte media del calcáneo, por lo que procesos grandes facilitan la inserción de tendones que muevan este hueso anteroposteriormente. Debido a esto, es probable que el galope, con el cuál se muestra positivamente relacionado, se vea favorecido por procesos desarrollados.

El estudio de este hueso revela que se pueden establecer diferentes caracteres para discriminar entre ambientes áridos, abiertos y de sustratos limpios y hábitats más boscosos y vegetados a nivel del suelo. Estas diferencias vienen determinadas principalmente por el distinto grado de desarrollo del pico del tuber calcáneo (Cc 8) y de la apófisis distal (Cc 21), la morfología del *sustentaculum* (Cc 9) y del cuello (Cc 14), así como por la inclinación del *sustentaculum* (Cc 13) y de la faceta astragalar (Cc 15).

Asimismo se pueden establecer ciertos criterios para la diferenciación entre bóvidos y cérvidos a partir de caracteres del tuber (Cc 2, Cc 8), del *sustentaculum* (#9, Cc 10, Cc 11, Cc 13) y de la apófisis distal (Cc 15), basados también en el distinto grado de desarrollo y diferencia de ángulos. Se observa una coincidencia importante entre los estadios que definen a los bóvidos y los ambientes abiertos y en menor grado entre los cérvidos y los ambientes forestales.

En relación a los tipos de locomoción, los resultados muestran que los caracteres estudiados no proporcionan demasiada información a este respecto, y sólo lo hacen respecto al galope (Cc 8, Cc 17, Cc 19, Cc 22), al stotting (Cc 13, Cc 17) y a la escalada (Cc 5).

El desarrollo del surco tendinoso (Cc 2) presenta únicamente valor como carácter discriminatorio a nivel filogenético. Por otra parte, la inclinación de la faceta sustentacular del calcáneo (Cc 16) ha presentado una fuerte asociación con la familia Tragulidae. El hecho de que los tragúlidos presenten facetas con ángulos de inclinación grandes puede venir determinado porque esta familia presenta astrágalos proporcionalmente más largos que el resto de los rumiantes (Janis, 1984b). Para conseguir una buena articulación entre estos dos huesos necesitarían calcáneos con sustentaculum más inclinados, permitiendo así a sus astrágalos una articulación similar al resto de los Pecora.

CUBONAVICULAR

Tabla 4.10: Plantilla para el cubonavicular

VISTA POSTERIOR

1 TAMAÑO DEL PROCESO CENTRAL POSTERIOR	1 Pequeño	2 Grande
Familia	Bovidae (0,003)	Cervidae (< 0,001)*
Subfamilia		Capreolinae (0,008)
Nº Bioma	III - Desierto (0,021)	
Bioma	Árido (0,009)	
Sustrato	Arenosos (0,028) Pedregosos (0,028)	

2 ALTURA DE LA APÓFISIS MEDIAL PROXIMAL	1 Largo	2 Corto
Cobertura vegetal	Llanura Herbácea (0,013)	

3 ANCHURA DE LA APÓFISIS MEDIAL PROXIMAL	1 Estrecho	2 Ancho
Nº Bioma	VI - Bosque Caducifolio (0,008)	
Bioma	Mixto 1 (0,022)	
Cobertura vegetal	Matorral (0,005)	
Grupos funcionales		2 (0,028)

4 ÁNGULO DE INCLINACIÓN DE LA APÓFISIS MEDIAL PROXIMAL	1 Inclinado +/- 15°	2 Inclinado +/- 30°	3 Inclinado +/- 45°
Bioma	Subtropical (0,011)		Subtropical (0,011)
Sustrato		Limplos (0,017)	Limplos (0,017)
Grupos funcionales	2 (0,021)		2 (0,021)

5 CRESTA POSTERIOR DE LA APÓFISIS MEDIAL PROXIMAL	1 Presenta una cresta afilada	2 No presenta una cresta afilada
Familia	Bovidae (0,019)	Cervidae (< 0,001)*
Subfamilia		Capreolinae (0,047)
Sustrato	Arenosos (0,037)	

6 POSICIÓN DE LA SUPERFICIE DORSAL DE LA FACETA DEL CALCÁNEO	1 Por debajo del proceso central posterior	2 Por encima del proceso central posterior
Subfamilia		Hippotraginae (0,004)

7 INCLINACIÓN DE LA SUPERFICIE DORSAL	1 +/- horizontal	2 Inclínada +/- 15°	3 Inclínada +/- 30°
Familia			Cervidae (0,001)*
Subfamilia	Antilopinae (0,007)		Cervinae (0,023)
Peso	10 - 30 Kg. (0,014)	10 - 30 Kg. (0,014)	

VISTA MEDIAL

9 ENGROSAMIENTO DEL PROCESO MEDIAL POSTERIOR	1 Engrosado	2 Ligeramente engrosado
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

10 RELACIÓN ENTRE LAS FACETAS DEL ECTOMESO- Y DEL ENTOCUNEIFORME	1 Escalón/pico pronunciado	2 Escalón/pico suave
Familia		<i>Tragulidae (0,023)</i>
Bioma		<i>Tropical (0,019)</i> <i>Forestal (0,011)</i>
Sustrato		
	<i>Limpios (0,011)</i>	

VISTA LATERAL

11 SURCO LATERAL	1 Marcado	2 Poco marcado
Nº Bioma		<i>II/III - Sabana (0,016)</i> <i>III - Desierto (0,015)</i>
Bioma		<i>No Forestal (0,013)</i>
Locomoción		<i>Stotting (0,045)</i>
Sustrato		<i>Pedregosos (0,040)</i>

12 PERFIL DEL BORDE ANTERIOR	1 Vertical	2 Ensanchándose hacia la parte distal
Familia		<i>Bovidae (0,013)</i>
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,018)</i>
Nº Bioma		<i>III - Desierto (0,006)</i>
Bioma	<i>I - Pluvial (0,018)</i>	<i>Árido (0,014)</i>
Sustrato	<i>Humedales (0,018)</i>	<i>Arenosos (< 0,001)*</i> <i>Pedregosos (0,006)</i>
Cobertura vegetal		<i>Matorral (0,024)</i>

13 PERFIL DEL BORDE POSTERIOR	1 Cóncavo	2 Cóncavo-convexo
Familia	<i>Cervidae (< 0,001)*</i>	<i>Bovidae (< 0,001)*</i>
Subfamilia	<i>Capreolinae (0,042)</i> <i>Cervinae (0,037)</i>	
Nº Bioma	<i>I - Pluvial (0,042)</i>	<i>II/III - Sabana (0,040)</i> <i>III - Desierto (0,027)</i> <i>IV - Bosque Mediterráneo (0,015)</i>
Bioma	<i>Templado (0,042)</i> <i>Húmedo (0,042)</i>	<i>Mixto 1 (0,022)</i> <i>Árido (0,001)*</i>
Locomoción		<i>Stotting (0,005)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,009)</i>	<i>Llanura Arbolada (0,022)</i>

14 LONGITUD DEL APÓFISIS LATERAL DISTAL	1 Corto	2 Largo
Familia	<i>Cervidae (0,044)</i>	<i>Bovidae (0,001)*</i>
Subfamilia		<i>Antilopinae (< 0,001)*</i>
Nº Bioma	<i>I - Pluvial (0,018)</i>	
Bioma		<i>Árido (< 0,001)*</i> <i>Mixto 3 (0,012)</i>
Locomoción	<i>Galope a saltos (0,041)</i>	<i>Stotting (0,041)</i>
Sustrato		<i>Arenosos (< 0,001)*</i> <i>Pedregosos (0,001)*</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,005)</i>	<i>Llanura Herbácea (0,036)</i>
Grupos funcionales		<i>2 (0,022)</i>

Ninguno de los trabajos considerados en este apartado con los cuales se han comparado los caracteres del autopodio ha analizado el cubonavicular, por lo que no es posible establecer una comparación en cuanto a resultados.

Discusión de los caracteres ecomorfológicos

- **cb 2 “Altura de la apófisis medial proximal”**

La apófisis medial proximal, denominada también *tenon* interno, es la responsable de albergar el cóndilo medial de la tróclea distal del astrágalo. Por ello, cuanto más largo sea, mayor será el grado de sujeción del cubonavicular sobre este, así como la restricción del movimiento al plano parasagital, lo que es consecuente con las locomociones típicas de llanura herbácea.

- **cb 12 “Perfil del borde anterior”**

El ensanchamiento del perfil anterior del cubonavicular hacia la parte distal implica que la anchura anteroposterior de la pata aumenta en ese punto, por lo que las especies que presenten dicha característica mostrarán metatarsos III-IV proporcionalmente más anchos en su región proximal que aquellas en las que la anchura se mantenga constante. Este ensanchamiento podría actuar como mecanismo de estabilización de las extremidades, al presentar una mayor superficie articular, que sería tanto más efectivo cuanto menor fuera la reducción del diámetro de la diáfisis a lo largo del metápodo III-IV (Scott, 1985).

Si aplicamos esto a nuestros resultados, los bóvidos, especialmente los antilopinos de ambientes áridos y desérticos, presentarían extremidades más estables durante la locomoción que aquellos de especies típicas de ambientes húmedos y boscosos (humedales y pluvisilvas).

- **cb 13 “Perfil del borde posterior” y cb 14 “Longitud de la apófisis lateral distal”**

Entre el borde posterior del cubonavicular y la epífisis proximal del metatarso III-IV se insertan los ligamentos interóseos, flexores digitales cortos cuya función es limitar la hiperextensión de las falanges. La diferencia morfológica entre los cubonaviculares de cérvidos y bóvidos hace suponer diferencias en la articulación metatarso-falángica (ver discusión de los caracteres Mtt 17 y Mtt 19 del metatarso III-IV).

Los resultados nos permiten concluir que se pueden establecer una serie de caracteres en este hueso que posibilita diferenciar entre cubonaviculares de especies que habitan en ambientes abiertos y por lo general áridos, y aquellas de áreas forestales o más densamente cubiertas. Las principales diferencias vienen dadas por la posición de las facetas entre los cuneiformes (Cb 10), los perfiles de los bordes anterior y posterior (Cb 12, Cb 13) y el tamaño del proceso lateral distal (Cb 14). Sin embargo, son muchos más los caracteres que nos aportan información sobre sus relaciones con los espacios abiertos (Cb 1, Cb 2, Cb 4, Cb 5, Cb 11). De entre ellos, un gran número corresponden a especies de la familia Bovidae, que a su vez se pueden diferenciar de los ciervos mediante variaciones en la morfología del proceso central posterior (Cb 1), de la cresta posterior de la apófisis medial (Cb 5), del borde posterior (Cb 13) y del proceso lateral distal (Cb 14).

En cuanto a la información obtenida acerca de los tipos de locomoción, el cubonavicular no se destaca como un hueso especialmente importante. Sin embargo, parece relevante que dos de los tres caracteres que sí aportan información (Cb 13, Cb 14) estén concentrados en la superficie posterior, donde se insertan los músculos que controlan la flexión del pie.

METAPODIO

La mayor parte de los autores que han estudiado los metápodos desde una perspectiva ecomorfológica han tratado los metacarpos y los metatarsos como elementos morfológicamente idénticos, debido supuestamente a su configuración similar y a su posición equivalente en las extremidades. Nuestros análisis, sin embargo, muestran que la información proporcionada por estos dos huesos es incomparable y que, incluso presentando elementos análogos, estos no tienen necesariamente las mismas connotaciones ecológicas o etológicas. El hecho de que los miembros posteriores sean los elementos motrices durante la locomoción, mientras que los anteriores sean las directrices probablemente sea la base de estas diferencias. Los resultados que presentamos a continuación ponen de manifiesto la superioridad del metatarso III-IV sobre el metacarpo III-IV como indicador ecomorfológico, siendo el primero el hueso que más y mejores resultados ha proporcionado entre todos los estudiados.

METACARPO III-IV

Como ya se vio en la introducción (capítulo 1), el dimorfismo sexual en los rumiantes está presente en casi todas las especies, si bien, se hace más patente en tallas grandes (Andrés et al., 2008). En el caso del reno (*Rangifer tarandus*) llama la atención el marcado dimorfismo sexual observado en los metacarpos III-IV, con machos con huesos cañón manifiestamente más robustos que los de las hembras.

Tabla 4.11: Plantilla para el metacarpo III-IV

VISTA ANTERIOR

1 CONTORNO EPÍFISIS DISTAL	1 Ligero ensanchamiento	2 Ensanchamiento notable
Cobertura vegetal	Llanura Herbácea (0,042)	Bosque Claro (0,037)

2 LONGITUD DEL METACARPO	1 Corto	2 Largo
Familia	<i>Tragulidae (0,029)</i>	Bovidae (0,033)
Bioma		Árido (0,009)
Locomoción	<i>Escalada (0,029)</i>	
Sustrato		<i>Arenosos (0,016)</i>
Cobertura vegetal	Bosque Denso (0,041)	Matorral (0,002)

3 ANCHURA DEL METACARPO	1 Ancho	2 Estrecho
Familia	<i>Tragulidae (0,002)</i>	
Cobertura vegetal		Matorral (0,010)
Peso	< 10 Kg. (0,008)	

4 CANAL INTERÓSEO PROXIMAL	1 Marcado	2 Poco marcado
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

5 CANAL INTERÓSEO DISTAL	1 Marcado	2 Poco marcado
Locomoción	<i>Galope (0,019)</i>	
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,043)</i>

6 TAMAÑO DE LA TUBEROSIDAD DORSO-MEDIAL	1 Pronunciada	2 No pronunciada o inapreciable
Peso		65 - 90 Kg. (0,025)

7 FORMA DE LA TUBEROSIDAD DORSO-MEDIAL	1 Alargada	2 Redondeada
Locomoción	<i>Galope (0,037)</i>	
Grupos funcionales		7 (0,038)

8 INCISURA INTERTRÓCLEAR	1 Tipo A Köhler	2 Tipo B Köhler	3 Tipo C Köhler
Subfamilia		<i>IV - Bosque Mediterráneo (0,016)</i>	<i>Caprinae (0,023)</i>
Nº Bioma			<i>IV - Bosque Mediterráneo (0,016)</i>
Locomoción			<i>Escalada (0,003)</i>
Sustrato			<i>Montañoso (0,009)</i>
Cobertura vegetal			<i>Bosque Denso (0,048)</i>
Grupos funcionales	<i>Bosque Denso (0,048)</i>		4 (0,023)

9 BORDES LATERALES DE LA TRÓCLEA	1 Oblicuos a la quilla	2 +/- paralelos a la quilla
Nº Bioma		<i>II/III - Sabana (0,035)</i>
Cobertura vegetal		<i>Llanura Herbácea (0,036)</i>

10 BORDES INTERDIGITALES DE LA TRÓCLEA	1 Rectos	2 Oblicuos respecto al eje axial
Subfamilia	Antilopinae (0,010)	
Nº Bioma	III - Desierto (0,034)	
Bioma	Árido (0,007)	
Sustrato	Arenosos (0,003)	
Cobertura vegetal	Llanura Herbácea (0,011)	Bosque Claro (0,017)

11 SULCUS METACARPAL	1 Largo y estrecho (tipo A1 Köhler)	2 Corto y estrecho (tipo A2 Köhler)	3 Ancho (tipo C Köhler)	4 No existe (tipo B Köhler)
Subfamilia		<i>Capreolinae (0,022)</i>	<i>Hippotraginae (0,026)</i>	<i>Capreolinae (0,026)</i>

12 SURCO SAGITAL DISTAL	1 Presente	2 Ausente
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,015)</i>
Nº Bioma	<i>I - Pluvialia (0,036)</i>	<i>III - Desierto (0,013)</i>
Bioma		Árido (0,024)
Sustrato		<i>Arenosos (0,018)</i> <i>Pedregosos (0,015)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,006)</i>	
Grupos funcionales	6 (0,007)	

13 CONTORNO DE LA DIAF-EPIF DISTAL	1 Perfil medial más pronunciado que el lateral	2 +/- simétrico lateromedialmente	3 Perfil lateral más pronunciado que el medial
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,032)</i>	
Nº Bioma	<i>I - Pluvialia (0,011)</i> <i>II - B. Trop. Deciduo (0,041)</i>		<i>I - Pluvialia (0,011)</i>
Bioma		Árido (0,027)	
Sustrato	<i>Humedales (0,028)</i>		
Cobertura vegetal		<i>Llanura Arbolada (0,049)</i>	

14 DIFERENCIA DE LONGITUD ENTRE LAS TRÓCLEAS	1 Tróclea lateral más larga que la medial	2 Tróclea lateral igual o lig. más larga que la medial	3 Tróclea lateral lig. más corta que la medial
Familia			<i>Tragulidae (0,015)</i>
Peso			10 - 30 Kg. (0,028)

15 MORFOLOGÍA SURCO PARA EL TENDÓN EXTENSOR LATERAL	1 Tipo A Köhler	2 Tipos B y C Köhler o no existe
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

VISTA LATERAL

16 SURCO LATERAL PROXIMAL	1 Largo y estrecho	2 Largo y ancho	3 Corto y estrecho	4 Corto y ancho	5 No existe
Familia			<i>Bovidae (0,032)</i>	<i>Bovidae (0,032)</i>	<i>Bovidae (0,032)</i>
Subfamilia			<i>Antilopinae (0,017)</i>		<i>Antilopinae (0,017)</i>
Nº Bioma			<i>II/III - Sabana (0,002)</i>		<i>II/III - Sabana (0,002)</i>
Sustrato	<i>Humedales (< 0,001)*</i>			<i>Humedales (< 0,001)*</i>	

17 PERFIL ANTERIOR DISTAL	1 Convexo	2 Ligeramente convexo	3 Recto
Familia			<i>Tragulidae (0,012)</i>
Peso			> 250 Kg. (0,012)

18 SURCOS ARTICULARES ANTERIORES DISTALES	1 Marcados	2 Poco marcados	3 Sin surco
Familia			<i>Tragulidae (0,001)*</i>
Subfamilia			
Nº Bioma	<i>I - Pluvialia (0,036)</i>		<i>I - Pluvialia (0,036)</i>

19 CONTORNO DE LA QUILLA	1 Tipo A Köhler: orientada hacia la parte posterior	2 Tipo B Köhler	3 Tipo C Köhler: orientada hacia la parte anterior
Familia	<i>Tragulidae (0,046)</i>		
Nº Bioma	<i>I - Pluvialia (0,033)</i>		<i>I - Pluvialia (0,033)</i>
Locomoción	<i>Zigzag (0,045)</i> <i>Galope a saltos (0,003)</i>	<i>Galope (0,005)</i>	<i>Galope a saltos (0,003)</i>
Grupos funcionales	7 (0,046) 8 (0,050)		1 (0,045)

20 SURCOS ARTICULARES POSTERIORES DISTALES	1 Marcados	2 Poco marcados	3 Sin surco
Grupos funcionales		1 (0,044)	2 (0,045)

21 PERFIL POSTERIOR DISTAL	1 Convexo	2 Ligeramente convexo	3 Recto
Peso		10 - 30 Kg. (0,024)	

22 INSERCIÓN DE LOS LIGAMENTOS INTERÓSEOS	1 Marcado	2 Poco marcado o no existe
Peso		< 10 Kg. (0,042)

VISTA POSTERIOR

23 DIFERENCIA DE ALTURA ENTRE LAS FACETAS PROXIMALES	1 Facetas +/- al mismo nivel	2 Faceta medial más elevada que la lateral	3 Faceta lateral más elevada que la medial
Subfamilia			<i>Bovinae</i> (0,006)
Nº Bioma		<i>I - Pluvial</i> (0,007)	<i>I - Pluvial</i> (0,007)
Bioma		<i>Tropical</i> (0,046)	<i>Tropical</i> (0,046)

24 SEPARACIÓN ENTRE LAS FACETAS PROXIMALES MEDIAL Y LATERAL	1 Separadas por un surco pronunciado	2 Separadas por un pequeño surco o escalón	3 Separadas por una pequeña cresta
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS			

25 PROTUBERANCIA BAJO LA FACETA MEDIAL PROXIMAL EN SU BORDE AXIAL	1 Muy desarrollada	2 Poco desarrollada o inapreciable
Sustrato	Humedales (0,016)	
Grupos funcionales	6 (0,016)	

VISTA PROXIMAL

26 FORMA DE LA SUPERFICIE ARTICULAR PROXIMAL	1 +/- Semicircular	2 Triangular	3 Rectangular o cuadrada
Familia			<i>Giraffidae</i> (0,021)
Subfamilia			<i>Hippotraginae</i> (0,021)
Bioma	<i>No Forestal</i> (0,038) <i>Mixto 3</i> (0,050)	<i>Mixto 3</i> (0,050)	<i>No Forestal</i> (0,038)
Peso		< 10 Kg (0,050) 10-30 Kg (0,042)	90-250 Kg (0,023)

27 FOSETA SINOVIOL	1 Separa las facetas posteriormente	2 No separa las facetas posteriormente
Cobertura vegetal	Llanura herbácea (0,017)	

VISTA DISTAL

28 DESARROLLO DE LA QUILLA DE LOS METACARPOS	1 La quilla está poco desarrollada en su superficie anterior	2 La quilla está muy desarrollada en su superficie anterior
Familia	<i>Cervidae</i> (0,017)	<i>Bovidae</i> (0,004)
Subfamilia		<i>Antilopinae</i> (0,004)
Nº Bioma	<i>I - Pluvial</i> (0,040)	<i>II/III - Sabana</i> (0,037) <i>III - Desierto</i> (0,007) <i>IV - Bosque Mediterráneo</i> (0,017)
Bioma	<i>Forestal</i> (0,017)	Árido (0,037)
Locomoción		Stotting (0,017)
Sustrato		<i>Pedregosos</i> (0,004) <i>Limpios</i> (0,009)

En función de los resultados obtenidos podemos corroborar ciertas relaciones ecomorfológicas establecidas por autores previos como Scott (1985) o Köhler (1993). Nuestros análisis arrojan asociaciones que

coinciden, a grandes rasgos, con las definidas por estos autores para los caracteres Mtc 2, Mtc 8 y Mtc 12, pero sólo concuerdan parcialmente para Mtc 1, Mtc 9, Mtc 10 y Mtc 19. Por el contrario, nuestros resultados no apoyan las correlaciones previas establecidas por Köhler (1993) para los caracteres Mtc 11, Mtc 15, Mtc 17, Mtc 18, Mtc 20, Mtc 21 y Mtc 22 y por Heintz (1970) para Mtc 26 y Mtc 27. Coincidimos con lo apuntado por DeGusta & Vrba (2005b) para los caracteres Mtc 11, Mtc 17 y Mtc 20.

Discusión de los caracteres ecomorfológicos

- **Mtc #23 “Diferencia de altura entre las facetas proximales”**

El hecho de que las facetas proximales no estén al mismo nivel implica que los huesos del carpo que se apoyan sobre ellas (magnetrapezoide y unciforme), tampoco van a estarlo. Esta diferencia de altura, provoca diferencias en la movilidad de unos huesos respecto a otros, lo que favorece la eversión necesaria en zonas forestales como las pluvisilvas, con las cuales muestra una asociación significativa.

- **Mtc 28 “Desarrollo de la quilla de los metacarpos III-IV”**

Como se ha visto en la introducción, aquellas morfologías que “encarrilan” los huesos favorecen los movimientos en el plano parasagital. Quillas muy desarrolladas encajan mejor en las epífisis proximales de las falanges, por lo que ayudarán en el desplazamiento en ambientes más o menos abiertos y en movimientos de tipo stotting que requieren poca capacidad de eversión.

Podemos considerar, a modo de resumen, que los metacarpos III-IV de las especies que habitan en ambientes áridos y abiertos son largos (Mtc 2) y presentan morfologías de líneas más o menos paralelas al eje longitudinal y simétricas (Mtc 1, Mtc 9, Mtc 10, Mtc 13, Mtc 26), sin surco sagital distal (Mtc 12) y quillas muy desarrolladas (Mtc 28). Por el contrario, formas más cortas (#2) y asimétricas (Mtc 1, Mtc 10, Mtc 13, Mtc 19, Mtc 23), con surco sagital distal marcado (Mtc 12) y quillas poco desarrolladas (Mtc 28), son típicas de especies de ambientes forestales.

En cuanto a los tipos de locomoción, el par galope-stotting viene definido por un canal interóseo distal marcado, una tuberosidad dorsomedial alargada y quillas simétricas en vista lateral y muy desarrolladas (Mtc 5, Mtc 7, Mtc 19, Mtc 28). El galope a saltos-zigzag está peor caracterizado, y únicamente se puede definir por la morfología asimétrica de la quilla en vista lateral (Mtc 19), al igual que la escalada, que viene también determinada por metacarpos III-IV cortos e incisuras intertrocleares de tipo C (Mtc 2, Mtc 8).

METATARSO III-IV

Al igual que en el metacarpo III-IV, el reno (*Rangifer tarandus*) presenta marcado dimorfismo sexual en el metatarso III-IV, con machos con huesos cañón apreciablemente más robustos que los de las hembras.

Tabla 4.12: Plantilla para el metatarso III-IV

VISTA ANTERIOR

1 CONTORNO EPÍFISIS DISTAL	1 Ligero ensanchamiento	2 Ensanchamiento notable
Sustrato		Nevados (0,042)

2 LONGITUD DEL METATARSO	1 Corto	2 Largo
Familia	Tragulidae (0,004)	Bovidae (sig,0,040)
Locomoción		Galope (0,029)
Cobertura vegetal		Matorral (0,029)
Peso	< 10 Kg. (0,013)	

3 ANCHURA DEL METATARSO	1 Ancho	2 Estrecho
Locomoción	Escalada (0,004)	
Grupos funcionales	4 (0,035)	

4 CANAL INTERÓSEO PROXIMAL	1 Marcado	2 Poco marcado
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

5 CANAL INTERÓSEO DISTAL	1 Marcado	2 Poco marcado
Peso	30 - 65 Kg. (0,028)	

6 SULCUS AXIAL	1 Muy marcado	2 Marcado
Nº Bioma		<i>IV - Bosque Mediterráneo (0,042)</i>
Locomoción		<i>Escalada (0,022)</i>

7 CRESTAS DISTALES DEL SULCUS AXIAL	1 Desarrolladas	2 No desarrolladas
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,003)</i>	
Nº Bioma		<i>II - B. Trop. Deciduo (0,042)</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Claro (0,017)</i>
Grupos funcionales	<i>2 (0,022)</i>	

8 INCISURA INTERTROCLEAR	1 Tipo A Köhler	2 Tipo B Köhler	3 Tipo C Köhler
Familia	<i>Cervidae (0,001)*</i>	<i>Bovidae (0,004)</i>	<i>Cervidae (0,001)*</i>
Subfamilia			<i>Capreolinae (0,002)</i>
Nº Bioma	<i>I - Pluvial (0,002)</i> <i>VI - Bosque Caducifolio (0,001)*</i>	<i>II/III - Sabana (0,006)</i> <i>III - Desierto (0,048)</i>	<i>VI - Bosque Caducifolio (0,001)*</i> <i>VIII - Talga (0,032)</i>
Bioma	<i>Forestal (0,042)</i>	<i>Árido (0,002)</i>	
Locomoción			<i>Escalada (0,028)</i>
Sustrato		<i>Arenosos (0,032)</i> <i>Pedregosos (0,019)</i> <i>Montañosos (0,025)</i> <i>Llanura arbolada (0,012)</i>	<i>Nevados (0,008)</i> <i>Montañosos (0,025)</i>
Cobertura vegetal			
Grupos funcionales			<i>4 (0,020)</i>

9 BORDES LATERALES DE LA TRÓCLEA	1 Oblicuos a la quilla	2 +/- paralelos a la quilla
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,009)</i>
Bioma	<i>Tropical (0,013)</i>	<i>Mixto 1 (0,033)</i>
Cobertura vegetal		<i>Matorral (0,026)</i>

10 BORDES INTERDIGITALES DE LA TRÓCLEA	1 Rectos	2 Oblicuos respecto al eje axial
Familia		<i>Cervidae (0,002)</i>
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,028)</i>	
Nº Bioma		<i>V - Laurisilva (0,005)</i>
Bioma	<i>Árido (< 0,001)*</i>	<i>Mixto 3 (< 0,001)*</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,018)</i>

11 SURCO SAGITAL DISTAL	1 Presente	2 No presente
Nº Bioma	<i>IV - Bosque Mediterráneo (0,005)</i>	
Cobertura vegetal	<i>Llanura Arbolada (0,037)</i>	

12 CONTORNO DE LA DIAF-EPIF DISTAL	1 Perfil medial más pronunciado que el lateral	2 Contorno +/- simétrico lateromedialmente
Subfamilia	<i>Cervinae (0,050)</i>	

13 DIFERENCIA DE LONGITUD ENTRE LAS TRÓCLEAS	1 Tróclea lateral más larga que la medial	2 Tróclea lateral +/- igual que la medial
Peso		<i>> 250 Kg. (0,018)</i>

14 MORFOLOGÍA DEL SURCO PARA EL TENDÓN EXTENSOR LATERAL	1 Tipo A Köhler	2 Tipos B y C Köhler	3 No existe
Bioma		<i>Templado (0,021)</i>	<i>Subtropical (0,022)</i> <i>Templado (0,021)</i>
Sustrato	<i>Arenosos (0,017)</i> <i>Pedregosos (0,003)</i>		<i>Arenosos (0,017)</i> <i>Pedregosos (0,003)</i>

VISTA LATERAL

15 POSICIÓN DE LA QUILLA RESPECTO A LA ALTURA DE LA DIÁFISIS	1 Quilla por encima de la diáfisis	2 Quilla +/- al mismo nivel de la diáfisis	3 Quilla por debajo de la diáfisis
Familia			<i>Tragulidae (0,002)</i>
Nº Bioma		<i>I - Pluvial (0,011)</i>	<i>I - Pluvial (0,011)</i>
Bioma	<i>No forestal (0,048)</i> <i>Árido (0,026)</i>		
Locomoción	<i>Galope (0,011)</i>	<i>Galope a saltos (0,048)</i>	<i>Galope a saltos (0,048)</i>
Sustrato	<i>Arenosos (0,032)</i> <i>Limplos (0,008)</i>	<i>Forestales (0,016)</i> <i>Limplos (0,008)</i>	<i>Forestales (0,016)</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,002)</i>	<i>Bosque Denso (0,002)</i>
Peso		<i>90 - 250 Kg. (0,037)</i>	

16 PERFIL ANTERIOR DISTAL	1 Convexo	2 Ligeramente convexo
Familia	<i>Bovidae (< 0,001)*</i>	<i>Cervidae (0,003)</i> <i>Tragulidae (0,046)</i>
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,003)</i>	
Nº Bioma		
Bioma	<i>Árido (0,004)</i>	
Locomoción	<i>Stotting (0,011)</i>	
Sustrato	<i>Arenosos (0,006)</i>	<i>Humedales (0,003)</i>
Cobertura vegetal	<i>Llanura Arbolada (0,001)*</i>	

17 SURCOS ARTICULARES ANTERIORES DISTALES	1 Marcados	2 Poco marcados	3 Sin surco
Familia	<i>Bovidae (0,018)</i>	<i>Tragulidae (< 0,001)*</i>	<i>Tragulidae (< 0,001)*</i>
Bioma		<i>Tropical (0,047)</i> <i>Mixto 3 (0,042)</i>	<i>Tropical (0,047)</i>
Locomoción	<i>Galope (0,009)</i>	<i>Zigzag (0,005)</i>	<i>Zigzag (0,005)</i>
Sustrato	<i>Limplos (0,001)*</i>		
Cobertura vegetal	<i>Matorral (0,009)</i> <i>Llanura Herbácea (0,005)</i>	<i>Bosque Denso (0,005)</i>	<i>Bosque Denso (0,005)</i>
Peso		<i>< 10 Kg. (0,004)</i>	<i>< 10 Kg. (0,004)</i>
Grupos funcionales		<i>7 (0,036)</i>	<i>7 (0,010)</i>

18 CONTORNO DE LA QUILLA	1 Tipo A Köhler: orientada hacia la parte posterior	2 Tipo B Köhler	3 Tipo C Köhler: orientada hacia la parte anterior
Familia	<i>Tragulidae (< 0,001)*</i>	<i>Bovidae (0,009)</i>	
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,015)</i>	
Nº Bioma		<i>IV - Bosque Mediterráneo (0,034)</i>	<i>VI - Bosque Caducifolio (0,016)</i>
Bioma	<i>Tropical (0,015)</i>	<i>Tropical (0,015)</i>	
Sustrato		<i>Limplos (0,003)</i>	
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,037)</i>	<i>Llanura Arbolada (0,005)</i> <i>Llanura Herbácea (0,037)</i>	<i>Bosque Denso (0,037)</i>
Peso	<i>< 10 Kg. (0,021)</i>		
Grupos funcionales	<i>7 (0,011)</i>		

19 SURCOS ARTICULARES POSTERIORES DISTALES	1 Marcados	2 Poco marcados	3 Sin surco
Subfamilia			<i>Capreolinae (0,018)</i>
Nº Bioma		<i>I - Pluvial (0,032)</i>	
Locomoción		<i>Galope (0,032)</i>	<i>Galope (0,032)</i>
Sustrato	<i>Montañosos (0,003)</i>		
Cobertura vegetal		<i>Bosque Claro (0,009)</i>	<i>Bosque Claro (0,009)</i>
Peso			<i>> 250 Kg. (0,023)</i>

20 PERFIL POSTERIOR DISTAL	1 Convexo	2 Ligeramente convexo	3 Recto
Cobertura vegetal			<i>Bosque Claro (0,040)</i>

21 CONTORNO DE LA TRÓCLEA LATERAL	1 Tipo I: proyectada hacia la parte anterior (Tipo C Köhler)	2 Tipo II: simétrica (Tipo B Köhler)	3 Tipo III: orientada hacia la parte posterior (Tipo A Köhler)
Familia			<i>Tragulidae (0,046)</i>
Subfamilia			<i>Muntiacinae (0,046)</i>
Nº Bioma	<i>IX - Tundra (0,008)</i>		
Locomoción	<i>Galope (< 0,001)*</i>	<i>Galope (< 0,001)*</i>	<i>Zigzag (0,001)*</i> <i>Galope a saltos (0,007)</i>
Sustrato	<i>Nevados (0,023)</i>		<i>Nevados (0,023)</i> <i>Forestales (0,014)</i>
Cobertura vegetal			<i>Bosque Denso (0,001)*</i>
Peso			
Grupos funcionales			<i>7 (0,046)</i>

22 INSERCIÓN DE LOS LIGAMENTOS INTERÓSEOS LATERALES	1 Marcado	2 Poco marcado o no existe
Bioma	<i>Mixto 1 (0,028)</i>	
Locomoción	<i>Galope (0,001)*</i>	<i>Zigzag (0,041)</i>
Sustrato	<i>Limpios (0,011)</i>	
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,001)*</i>

23 PERFIL POSTERIOR LONGITUDINAL	1 +/- recto proximo-distalmente	2 +/- recto pero se ensancha hacia la parte proximal	3 Se ensancha abombándose hacia la parte proximal
Locomoción			<i>Galope (0,002)</i>
Sustrato			<i>Limpios (0,001)*</i>
Grupos funcionales			<i>2 (0,050)</i>

VISTA POSTERIOR

24 SULCUS MEDIAL PLANTAR	1 Marcado	2 Poco marcado
Familia	<i>Cervidae (0,001)*</i>	<i>Bovidae (0,002)</i>
Bioma		<i>No forestal (0,020)</i> <i>Árido (0,037)</i>
Peso	<i>30 - 65 Kg. (0,044)</i>	<i>< 10 Kg. (0,047)</i>

25 VISIBILIDAD DE LA FACETA DE ARTICULACIÓN DEL CUBONAVICULAR	1 Visible en V. Posterior	2 No visible en V. Posterior
Familia	<i>Bovidae (0,041)</i>	<i>Cervidae (0,008)</i>
Nº Bioma		<i>V - Laurisilva (0,004)</i>
Bioma	<i>No forestal (0,027)</i> <i>Árido (0,001)*</i>	<i>Mixto 3 (0,007)</i>
Locomoción	<i>Galope (0,008)</i> <i>Stotting (0,041)</i>	
Sustrato	<i>Arenosos (0,024)</i> <i>Pedregosos (0,024)</i>	

26 POSICIÓN DE LA FACETA DE ARTICULACIÓN DEL CUBONAVICULAR	1 Horizontalizada	2 No horizontalizada
Familia	<i>Cervidae (0,016)</i>	
Bioma	<i>Mixto 3 (0,033)</i>	<i>Árido (0,028)</i>
Sustrato	<i>Humedales (0,025)</i>	

27 POSICIÓN DEL PICO PROXIMAL ENTRE LOS METATARSIAOS III y IV	1 Situado medialmente al eje axial	2 Situado axialmente	3 Situado lateralmente al eje axial
Familia	<i>Cervidae (0,012)</i>	<i>Bovidae (0,001)*</i>	
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,013)</i>	<i>Antilopinae (0,013)</i>
Locomoción		<i>Stotting (0,002)</i>	<i>Stotting (0,002)</i>
Sustrato		<i>Pedregosos (0,016)</i>	
Grupos funcionales		<i>2 (0,011)</i>	

28 DESARROLLO DEL PICO PROXIMAL ENTRE LOS METATARSIAOS III y IV	1 Desarrollado	2 Poco desarrollado
Familia	<i>Bovidae (0,003)</i>	<i>Cervidae (0,006)</i>
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,014)</i>	
Nº Bioma	<i>IV - Bosque Mediterráneo (0,028)</i>	
Bioma	<i>Árido (0,003)</i>	
Sustrato	<i>Arenosos (0,028)</i>	
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,027)</i>

29 CANAL INTERÓSEO PROXIMAL	1 Marcado	2 Poco marcado
Familia		<i>Bovidae (0,037)</i>
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,050)</i>
Sustrato		<i>Arenosos (0,006)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,027)</i>	<i>Llanura Herbácea (0,029)</i>
Grupos funcionales		<i>2 (0,050)</i>

30 CANAL INTERÓSEO DISTAL	1 Marcado	2 Poco marcado
Familia	<i>Tragulidae (0,031)</i>	
Subfamilia	<i>Cervinae (0,031)</i>	<i>Antilopinae (0,015)</i>
Bioma	<i>Forestal (0,036)</i>	
Sustrato		<i>Arenosos (0,016)</i> <i>Pedregosos (0,015)</i> <i>Montañosos (0,031)</i>

31 FACETA DIARTRODIAL	1 Desarrollada	2 Poco desarrollada
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,020)</i>	
Bioma	<i>Árido (0,012)</i>	

VISTA PROXIMAL

32 FORMA DE LA SUPERFICIE ARTICULAR PROXIMAL	1 Tipo I	2 Tipo II	3 Tipo III
Familia	<i>Bovidae (< 0,001)*</i>	<i>Cervidae (< 0,001)*</i>	<i>Cervidae (< 0,001)*</i>
Subfamilia	<i>Antilopinae (< 0,001)*</i>	<i>Capreolinae (0,008)</i>	<i>Bovinae (0,030)</i> <i>Capreolinae (0,008)</i>
Nº Bioma	<i>III - Desierto (0,016)</i>	<i>I - Pluvial (0,017)</i>	<i>I - Pluvial (0,017)</i>
Bioma	<i>Árido (< 0,001)*</i>	<i>Mixto 3 (0,001)*</i>	<i>Mixto 3 (0,001)*</i> <i>Húmedo (0,004)</i>
Sustrato	<i>Arenosos (0,001)*</i>	<i>Nevados (0,041)</i> <i>Humedales (0,027)</i>	<i>Nevados (0,041)</i> <i>Humedales (0,027)</i>
Cobertura vegetal	<i>Llanura Arbolada (0,045)</i> <i>Llanura Herbácea (0,048)</i>	<i>Bosque Denso (0,038)</i> <i>Llanura Herbácea (0,048)</i>	<i>Bosque Denso (0,038)</i>

33 FORMA DE LA FACETA DE ARTICULACIÓN CON EL CUBONAVICULAR	1 Alargada u ovalada	2 Forma de gota
Familia	<i>Cervidae (0,027)</i>	<i>Bovidae (0,006)</i>
Nº Bioma	I - Pluvial (0,004)	
Bioma	Mixto 3 (0,003)	<i>No forestal (0,021)</i> <i>Árido (< 0,001)*</i>
Locomoción		<i>Galope (0,011)</i> <i>Stotting (0,020)</i>
Sustrato		<i>Arenosos (0,023)</i> <i>Pedregosos (0,023)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (< 0,001)*</i>	

34 TAMAÑO DE LA FACETA DE ARTICULACIÓN CON EL CUBONAVICULAR	1 Grande	2 Pequeña
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,010)</i>
Nº Bioma		
Bioma	Mixto 3 (0,033)	Árido (0,006)

35 DESARROLLO DE LA APÓFISIS MEDIAL POSTERIOR	1 Desarrollada	2 Poco desarrollada o no existe
Familia	<i>Bovidae (0,015)</i>	<i>Cervidae (0,006)</i>
Subfamilia		<i>Capreolinae (0,011)</i>
Nº Bioma	II/III - Sabana (0,049)	
Bioma	Árido (0,012)	<i>Templado (0,049)</i> <i>Húmedo (0,049)</i>
Cobertura vegetal	<i>Llanura Arbolada (0,012)</i>	
Peso		<i>65 - 90 Kg. (0,049)</i>

36 FORMA DE LA APÓFISIS MEDIAL POSTERIOR	1 Apuntada	2 Redondeada
Familia	<i>Bovidae (< 0,001)*</i>	<i>Cervidae (< 0,001)*</i>
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,006)</i>	
Nº Bioma	III - Desierto (0,015)	I - Pluvial (0,016)
Bioma	Árido (0,002)	Mixto 3 (0,009)
Locomoción	<i>Stotting (< 0,001)*</i>	
Sustrato	<i>Arenosos (0,008)</i>	
Cobertura vegetal	<i>Llanura Arbolada (0,016)</i>	

37 DESARROLLO DE LA APÓFISIS LATERAL POSTERIOR	1 Desarrollada	2 Poco desarrollada o no existe
Familia	<i>Cervidae (< 0,001)*</i>	<i>Bovidae (< 0,001)*</i>
Subfamilia	<i>Capreolinae (0,002)</i>	<i>Antilopinae (0,037)</i>
Nº Bioma		IV - Bosque Mediterráneo (0,040)
Bioma	Mixto 3 (< 0,001)*	Árido (0,002)
Sustrato		<i>Arenosos (0,040)</i> <i>Pedregosos (0,040)</i>
Cobertura vegetal		<i>Llanura Arbolada (0,028)</i>

38 DIFERENCIA DE TAMAÑO ENTRE LAS FACETAS ANTERIORES	1 Faceta medial > faceta lateral	2 Facetas +/- igual tamaño o lateral > medial
Familia		<i>Cervidae (0,030)</i>
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,024)</i>	
Nº Bioma		V - Laurisilva (0,006) VII - Estepa (0,034)
Bioma	Árido (0,015)	Mixto 3 (0,009)
Sustrato	<i>Arenosos (0,001)*</i> <i>Pedregosos (0,001)*</i>	<i>Humedales (0,030)</i>

39 CONTORNO DE LAS FACETAS ANTERIORES ENTRE SÍ	1 Surco pronunciado	2 Surco suave	3 Perfil +/- recto o redondeado
Familia			<i>Bovidae (0,040)</i>
Subfamilia	<i>Bovinae (0,040)</i>		<i>Antilopinae (< 0,001)*</i>
Nº Bioma	<i>I - Pluvial (0,026)</i>		<i>II/III - Sabana (0,034)</i>
Bioma	<i>Forestal (0,020)</i> <i>Mixto 3 (0,040)</i>	<i>Forestal (0,020)</i> <i>Mixto 3 (0,040)</i>	<i>Árido (0,006)</i>
Sustrato			<i>Arenosos (0,003)</i> <i>Limpios (0,014)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,004)</i>	<i>Llanura Herbácea (0,004)</i>	<i>Llanura Herbácea (0,004)</i>
Peso	<i>> 250 Kg. (0,040)</i>		
Grupos funcionales		<i>4 (0,049)</i>	

40 PROYECCIÓN ANTERIOR DE LAS FACETAS ANTERIORES	1 Faceta medial se proyecta más que la lateral	2 Ambas se proyectan +/- igual	3 Faceta lateral se proyecta más que la medial
Familia	<i>Cervidae (0,033)</i>	<i>Bovidae (0,004)</i>	<i>Bovidae (0,004)</i>
Subfamilia			<i>Hippotraginae (0,028)</i>
Nº Bioma		<i>II/III - Sabana (0,029)</i>	<i>II/III - Sabana (0,028)</i>
Peso	<i>90 - 250 Kg. (0,031)</i>	<i>30 - 65 Kg. (0,012)</i>	<i>90 - 250 Kg. (0,031)</i>

41 FOSA PROXIMAL	1 Profunda y grande	2 Somera o no existe
Nº Bioma	<i>IV - Bosque Mediterráneo (0,025)</i>	
Bioma	<i>Mixto 1 (0,037)</i>	
Peso	<i>90 - 250 Kg. (0,030)</i>	

VISTA DISTAL

42 DESARROLLO DE LA QUILLA DE LOS METATARSOS	1 La quilla está poco desarrollada en su superficie anterior	2 La quilla está muy desarrollada en su superficie anterior
Familia	<i>Cervidae (0,001)*</i>	<i>Bovidae (< 0,001)*</i>
Subfamilia	<i>Capreolinae (0,033)</i>	<i>Antilopinae (0,003)</i>
Nº Bioma	<i>I - Pluvial (0,002)</i>	<i>III - Desierto (0,001)*</i>
Bioma	<i>Forestal (0,014)</i> <i>Mixto 3 (0,004)</i>	<i>No forestal (0,001)*</i> <i>Árido (< 0,001)*</i>
Locomoción	<i>Zigzag (0,034)</i> <i>Galope a saltos (0,047)</i>	<i>Galope (0,001)*</i> <i>Stotting (0,006)</i>
Sustrato		<i>Arenosos (0,001)*</i> <i>Pedregosos (< 0,001)*</i> <i>Limpios (0,006)</i>
Cobertura vegetal	<i>Bosque Denso (0,001)*</i>	<i>Llanura Herbácea (0,034)</i>
Grupos funcionales		<i>2 (0,029)</i>

43 PARALELISMO ENTRE BORDES LATERALES DE POLEAS Y QUILLAS	1 Bordes +/- paralelos	2 Bordes oblicuos hacia la parte anterior
Bioma		<i>Mixto 3 (0,035)</i>
Sustrato		<i>Humedales (0,014)</i>

44 INCLINACIÓN DE LOS BORDES POSTERIORES DE LOS LABIOS LATERALES	1 Poco inclinado	2 Inclinado
Cobertura vegetal	<i>Bosque Claro (0,041)</i>	

A partir de los análisis realizados podemos establecer una serie de coincidencias entre nuestros resultados y aquellos ofrecidos por diferentes autores, como en el caso de los caracteres tomados de Gentry (1970) y/o Heintz (1970) (Mtt 27, Mtt 28 y Mtt 32). Existen otra serie de

caracters cuyos resultados coinciden sólo parcialmente con los nuestros, o son extrapolables en cierta medida a lo dicho por Gentry (1970), Scott (1985) y Köhler (1993) (Mtt 2, Mtt 4, Mtt 8, Mtt 9, Mtt 10, Mtt 17, Mtt 18, Mtt 19, Mtt 22). Sin embargo, otros caracteres no coinciden en absoluto con las relaciones ecomorfológicas propuestas previamente, como son aquellas determinadas por Köhler (1993) para las variables Mtt 6, Mtt 11, Mtt 16 y Mtt 20.

Discusión de los caracteres ecomorfológicos

- **Mtt 2 “Longitud del metatarso III-IV”**

El alargamiento de los metápodos favorece a su vez el alargamiento de la zancada durante la carrera, como ya se ha visto en la introducción. El que los metatarsos III-IV largos presenten una estrecha relación con el galope, pero no así los metacarpos, puede deberse a diferentes requerimientos biomecánicos debido al distinto papel que juegan los miembros anteriores y posteriores durante la locomoción.

- **Mtt 17 “Surcos articulares anteriores distales” y Mtt 19 “Surcos articulares posteriores distales”**

El distinto grado de desarrollo de los surcos distales puede explicarse por las diferentes funciones que realizan los músculos, tendones y ligamentos que se insertan en ellos, de extensión en la cara anterior (extensor digital largo), y como limitador de la hiperextensión de la articulación metatarso-falángica en la posterior (ligamentos interóseos). El galope requiere potentes tendones extensores, por lo que no es conveniente una fuerte restricción en el movimiento anterior del acropodio. Por el contrario, los movimientos de tipo zigzag que se van a realizar en ambientes forestales densos se ve favorecido por flexores menos restrictivos.

- **Mtt 18 “Contorno de la quilla” y Mtt 21 “Contorno de la tróclea lateral”**

Estos dos caracteres, según Köhler (1993), son idénticos en cada especie tanto en metacarpos como en metatarsos. Nuestros datos revelan que un porcentaje considerable de especies presentan morfologías diferentes en el metatarso III-IV y el metacarpo III-IV para la variable Mtt 18 (Mtc 19). Además, se observa que dentro de una misma especie el perfil de la quilla y de la tróclea tampoco son necesariamente iguales, lo que se traduce en adaptaciones ecológicas y modos de locomoción diferentes, por lo que no se pueden tomar estos tres caracteres como uno solo. Morfologías de tipo A y B son características de ambientes forestales y zonas abiertas respectivamente, así como de las locomociones típicas de estos ambientes. Sin embargo, no se puede establecer una morfología de tipo C tal y como lo hace Köhler (1993).

- **Mtt 22 “Inserción de los ligamentos interóseos laterales”**

Los resultados apoyan lo discutido para los caracteres Mtt 17 y Mtt 19, ya que en este punto se inserta la rama extensora de los ligamentos interóseos. Una marca desarrollada implica una mayor extensión, ventajosa en los movimientos del galope, mientras que el zigzag en bosques densos requiere mayor laxitud muscular.

- **Mtt 32 “Forma de la superficie articular proximal” y Mtt 36 “Forma de la apófisis medial posterior”**

Una apófisis apuntada supone un estrechamiento notable de la faceta de articulación proximal hacia la parte posterior. Esta característica está relacionada, según Gentry (1970), con un aumento de la capacidad cursorial. Nuestros análisis revelan sin embargo una relación muy estrecha con el stotting, y parecen mostrar una mayor correspondencia con los bóvidos propios de ambientes muy áridos y abiertos más que con adaptaciones a la cursorialidad propiamente dichas.

- **Mtt 42 “Desarrollo de la quilla de los metatarsos III-IV”**

Los resultados son muy parecidos a los obtenidos a partir de los metacarpos III-IV, por lo que se pueden aplicar las mismas conclusiones.

Puesto que el metatarso III-IV proporciona una gran cantidad de información consideramos más práctico resumir de forma gráfica los caracteres que han resultado significativos para los distintos ambientes y locomociones. En las siguientes figuras (fig. 74-75) se ha marcado con línea continua los caracteres morfológicos que han resultado muy significativos. Las líneas discontinuas indican que el resto de las variables morfológicas no se corresponden con el mismo ambiente o locomoción determinados para las primeras.

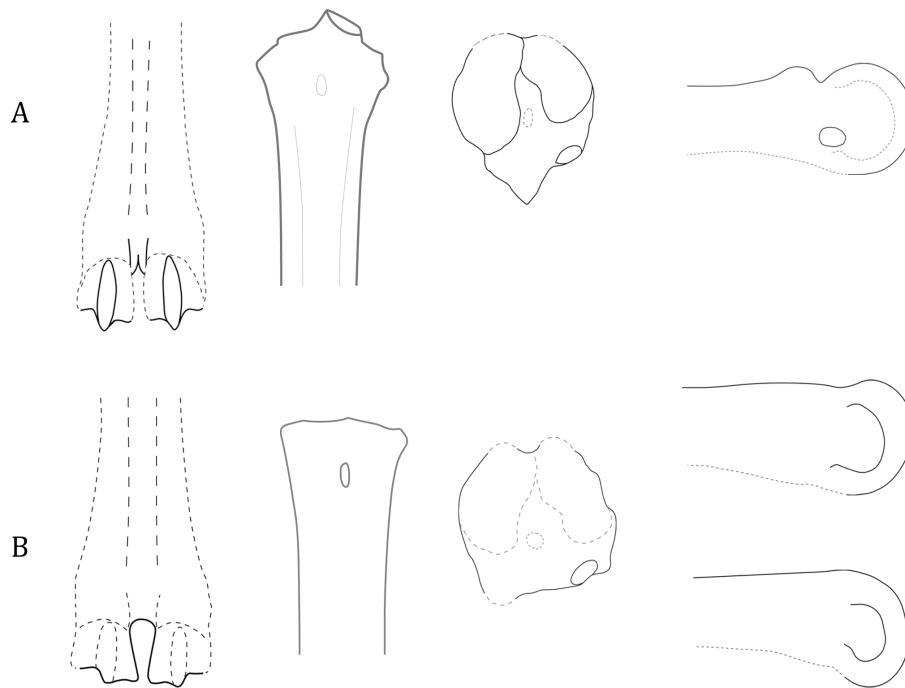


Fig. 74. Caracteres ecomorfológicos asociados con el ambiente. A) Ambiente abierto; B) Bosque denso. De izquierda a derecha: vista anterior, vista posterior, vista proximal, vista lateral. Explicación en el texto anterior.

Fig. 74. Ecomorphological characters associated with the environment. A) Open environment; B) Dense forest. From left to right: anterior view, posterior view, proximal view, lateral view. Dotted lines indicate that those morphological characters cannot be associated to the environment defined to the ecomorphological characters.

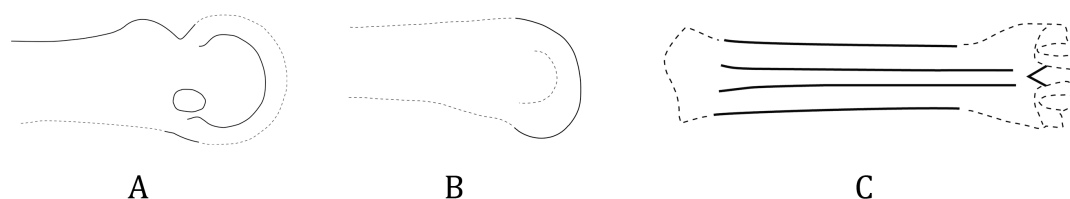


Fig. 75. Caracteres ecomorfológicos relacionados con la locomoción. A) Galope + stotting; B) Galope a saltos + zigzag; C) Escalada. A y B en vista lateral, C en vista anterior. Explicación en el texto anterior.

Fig. 75. Ecomorphological characters associated with the locomotion. A) Gallop + stotting; B) Bounding gallop + zigzagging; C) Climbing. A and B in lateral view, C in anterior view. Dotted lines indicate that those morphological characters cannot be associated to the environment defined to the ecomorphological characters.

ACROPODIO

Entre las falanges los mejores resultados los proporciona la tercera falange, lo cuál es lógico puesto que es la que más directamente sufre las condiciones impuestas por el sustrato.

FALANGE I

Tabla 4.13: Plantilla para la falange I

VISTA DORSAL

1 DIFERENCIA DE LONGITUD ENTRE ANTERIORES Y POSTERIORES	1 Si	2 No
Sustrato	Forestal (0,029)	
2 DIFERENCIA DE GROSOR ENTRE ANTERIORES Y POSTERIORES	1 Si	2 No
Bioma	Mixto 2 (0,041)	No Forestal (0,004)
Grupos funcionales		6 (0,037)

VISTA AXIAL

3 FORMA LONGITUDINAL	1 Cónica	2 Ligeramente cónica	3 Alargada
Familia	<i>Cervidae (0,011)</i>	<i>Bovidae (0,013)</i>	<i>Bovidae (0,013)</i>
Subfamilia		<i>Antilopinae (< 0,001)*</i>	<i>Antilopinae (< 0,001)*</i>
Nº Bioma	<i>I - Pluvial (0,012)</i>		
Bioma		<i>Árido (0,002)</i>	<i>Subtropical (0,048)</i> <i>Árido (0,002)</i>
Sustrato		<i>Arenosos (< 0,001)*</i>	<i>Arenosos (< 0,001)*</i> <i>Pedregosos (0,002)</i>
Cobertura vegetal		<i>Llanura Herbácea (0,028)</i>	<i>Llanura Herbácea (0,028)</i>
Grupos funcionales			<i>2 (0,045)</i>

VISTA ABAXIAL

4 PERFIL DEL BORDE PALMAR PROXIMAL	1 Cambio de pendiente marcado hacia la parte proximal	2 No hay cambio de pendiente marcado hacia la parte proximal
Familia	<i>Bovidae (< 0,001)*</i>	<i>Cervidae (0,017)</i> <i>Tragulidae (0,018)</i>
Nº Bioma		<i>I - Pluvial (0,017)</i>
Bioma	<i>Árido (0,028)</i>	
Locomoción	<i>Stotting (0,005)</i>	<i>Zigzag (0,033)</i>
Sustrato	<i>Arenosos (0,027)</i> <i>Pedregosos (0,017)</i>	
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,033)</i>
Grupos funcionales	<i>2 (0,017)</i>	

5 POSICIÓN DEL VÉRTICE PALMAR DE LA EPIF. PROX. RESPECTO AL DORSAL	1 Al mismo nivel	2 El palmar se proyecta más hacia la parte proximal que el dorsal
Familia		<i>Tragulidae (0,002)</i>

6 TUBÉRCULO PALMAR DE LA DIÁFISIS DISTAL	1 Muy marcado	2 Poco marcado o inapreciable
Sustrato		<i>Arenosos (0,043)</i>
Peso	<i>90 - 250 Kg. (0,026)</i>	

7 PERFIL DORSAL EN LA DIÁFISIS PROXIMAL	1 Cóncavo	2 Ligeramente cóncavo	3 Recto
Subfamilia	<i>Muntiacinae (0,046)</i>		<i>Bovinae (0,037)</i>
Sustrato	<i>Nevados (0,021)</i>	<i>Arenosos (0,045)</i>	
Grupos funcionales	<i>10 (0,046)</i>		

8 PERFIL PALMAR EN LA DIÁFISIS PROXIMAL	1 Cóncavo	2 Ligeramente cóncavo	3 Recto
Familia	<i>Bovidae (0,030)</i>		
Bioma	<i>Árido (0,022)</i>		<i>Húmedo (0,016)</i>
Locomoción	<i>Stotting (0,050)</i>	<i>Stotting (0,050)</i>	
Cobertura vegetal	<i>Matorral (0,044)</i>		<i>Bosque Denso (0,032)</i>

VISTA PALMAR

9 SURCO PALMAR PROXIMAL	1 Pronunciado	2 Poco pronunciado
Familia	<i>Bovidae (0,015)</i>	<i>Cervidae (0,022)</i>
Cobertura vegetal		<i>Bosque Denso (0,027)</i>

10 INSERCIÓN DE LOS LIGAMENTOS EN LA EPÍFISIS PALMAR PROXIMAL	1 Marcado	2 Poco marcado
Familia	Árido (0,015)	<i>Cervidae (0,015)</i>
Subfamilia		<i>Capreolinae (0,001)*</i>
Nº Bioma		<i>VIII - Taiga (0,001)*</i>
Bioma		
Sustrato		<i>Nevados (0,002)</i>

11 DIFERENCIA DE LONGITUD EN LOS LABIOS DE LA EPÍFISIS PROXIMAL	1 Más o menos de la misma longitud	2 Abaxial más largo que axial
Familia		<i>Bovidae (0,030)</i>
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,006)</i>
Nº Bioma		III - Desierto (0,036) IV - Bosque Mediterráneo (0,018)
Peso		<i>10 - 30 Kg. (0,011)</i>

Los resultados obtenidos coinciden con los determinados por Heintz (1970) para la variable FI 9, aunque sólo lo hacen parcialmente con los de Köhler (1993) para la variable FI 4. Al contrario que nosotros, DeGusta & Vrba (2005b) no obtienen resultados significativos para las variables estudiadas (FI 3 y FI 4).

Discusión de los caracteres ecomorfológicos

- FI 1 “Diferencia de longitud entre las falanges anteriores y las posteriores”**

Cuando existen diferencias de tamaño entre las falanges anteriores y posteriores, las más largas pertenecen a las extremidades posteriores (Scott, 1885; Chaix & Desse, 1981; Breda, 2005). Una diferencia de tamaño inevitablemente proporciona diferente movilidad a ambos miembros, lo que parece ser ventajoso en sustratos forestales.

- FI 11 “Diferencia de longitud en los labios de la epífisis proximal”**

La presencia de un labio abaxial más largo que el axial implica que las quillas de los metápodos quedan “encarriladas” de manera más efectiva en la epífisis de la falange.

Aunque la variación morfológica entre falanges anteriores y posteriores puede llegar a ser muy marcada debido a la diferencia de

longitud (como en el caso de *Litocranius walleri* o *Alcelaphus buselaphus*) todas las falanges de una especie siguen más o menos un mismo patrón. La forma longitudinal de la primera falange (caracteres FI 3, FI 4 y FI 8) nos permite diferenciar entre falanges alargadas, con diáfisis proximales cóncavas y cambios marcados en el perfil proximal, típicas de ambientes abiertos y áridos, y aquellas cónicas, con un perfil palmar más o menos recto proximodistalmente, características de ambientes más forestales y vegetados. Dos de estos caracteres (FI 3 y FI 4), así como el grado de desarrollo del surco palmar proximal (FI 9), nos permiten además discriminar entre las familias Bovidae y Cervidae.

La información proporcionada por este hueso respecto a la locomoción es muy escasa.

FALANGE II

Tabla 4.14: Plantilla para la falange II

VISTA DORSAL

1 DIFERENCIA DE LONGITUD ENTRE ANTERIORES Y POSTERIORES	1 Sí	2 No
Locomoción		<i>Stotting (0,026)</i>
Peso		<i>90 - 250 Kg. (0,020)</i>

2 DIFERENCIA DE GROSOR ENTRE ANTERIORES Y POSTERIORES	1 Sí	2 No
Locomoción		<i>Galope (0,049)</i>

VISTA AXIAL

3 FORMA DE LA POLEA	1 Redondeada	2 Apuntada
NO SE HAN OBTENIDO RESULTADOS SIGNIFICATIVOS		

4 FORMA LONGITUDINAL	1 Alargada	2 Achatada
Bioma		<i>No Forestal (0,022)</i>
Locomoción	<i>Galope a saltos (0,024)</i>	
Cobertura vegetal		<i>Bosque Claro (0,023)</i>
Peso		<i>> 250 Kg. (0,011)</i>

5 ALTURA PROCESO PALMAR PROXIMAL EN RELACIÓN A ALTURA TOTAL FALANGE	1 Desarrollado ($\geq 1/3$)	2 Poco desarrollado ($< 1/3$)
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,002)</i>
Nº Bioma		<i>VII - Estepa (0,013)</i>
Bioma	<i>Forestal (0,026)</i>	<i>Árido (0,041)</i>
Cobertura vegetal		Llanura Herbácea (0,036)
Peso	<i>90 - 250 Kg. (0,024)</i>	

6 FORMA DEL PROCESO PALMAR PROXIMAL	1 Anguloso	2 Redondeado
Familia	<i>Bovidae (< 0,001)*</i>	<i>Cervidae (0,001)*</i>
Subfamilia	<i>Antilopinae (< 0,001)*</i>	
Nº Bioma	III - Desierto (0,009) IV - Bosque Mediterráneo (0,017)	<i>I - Pluvial (0,005)</i>
Bioma	Árido (0,001)*	Mixto 3 (0,018)
Sustrato	<i>Arenosos (< 0,001)*</i> <i>Pedregosos (0,017)</i>	
Cobertura vegetal	Llanura Arbolada (0,018) Llanura Herbácea (0,011)	Bosque Denso (0,011)
Peso	<i>10 - 30 Kg. (0,025)</i>	

7 TAMAÑO DEL PROCESO PALMAR PROXIMAL	1 Grande	2 Pequeño
Subfamilia		<i>Antilopinae (0,021)</i>
Cobertura vegetal	Bosque Denso (0,047)	

VISTA PALMAR

8 INSERCIÓN DE LOS LIGAMENTOS INTERDIGITALES DISTALES	1 Marcada	2 Poco marcada
Sustrato		<i>Forestales (0,023)</i>

VISTA DISTAL

9 SIMETRÍA ANTERIOR DE LA POLEA	1 Asimétrica	2 Simétrica o ligeramente asimétrica
Familia	<i>Bovidae (0,002)</i>	<i>Cervidae (0,003)</i>
Subfamilia		<i>Capreolinae (0,014)</i>
Bioma	Árido (0,023)	Húmedo (0,014)
Sustrato	<i>Arenosos (0,036)</i>	

Los resultados obtenidos difieren de aquellos presentados por Köhler (1993) y DeGusta & Vrba (2005b) para los caracteres FII 3 y FII 8, coinciden con los obtenidos para la variable FII 6 y lo hacen sólo parcialmente con aquellos del carácter FII 7.

Discusión de los caracteres ecomorfológicos

- **FII 1 “Diferencia de longitud entre las falanges anteriores y las posteriores”**

Los resultados son equiparables con los de la primera falange, ya que en este caso, la coincidencia en el tamaño de las falanges anteriores y posteriores presenta una relación estrecha con el stotting, un tipo de locomoción típico de espacios abiertos y limpios en el que los miembros anteriores y posteriores se mueven a la vez con efecto rebote. La diferencia de tamaño entre unas y otras falanges podría provocar un apoyo diferencial en el suelo, con el consiguiente desequilibrio en la ejecución de este movimiento.

- **FII 2 “Diferencia de grosor entre las falanges anteriores y las posteriores”**

Se observa una congruencia en el estadio 2 de este carácter entre las falanges proximales y medias ya que, cuando existen diferencias entre anteriores y posteriores, las primeras presentan una relación significativa con los biomas no forestales, mientras que las segundas lo hacen con el galope.

- **FII 5 “Altura del proceso palmar en relación a la altura total de la falange”, FII 6 “Forma del proceso palmar proximal” y FII 7 “Tamaño del proceso palmar proximal”**

Estos tres caracteres están muy relacionados entre sí puesto que informan sobre la forma y el tamaño de lo que Leinders (1979) llama “*plateau postarticulaire*” de la segunda falange. Este autor establece que dichos procesos están bien desarrollados en los cérvidos, lo que hace que se produzca un bloqueo en la articulación palmar entre las dos primeras falanges. En cambio, en los bóvidos esta plataforma apenas está desarrollada, permitiendo una articulación volar (posterior) mucho más amplia de la segunda falange, imprescindible para absorber las fuerzas generadas en el aterrizaje tras un salto (ver Capítulo 1). Además, puesto

que es en esta superficie donde se insertan los tendones flexores superficiales, un menor desarrollo de esta plataforma provoca una inserción más baja, lo que resulta mecánicamente favorable para iniciar la rotación de la falange proximal en dirección palmar al comienzo de la fase propulsiva.

Nuestros resultados, aunque no presentan relaciones directas con los saltos o el galope, concuerdan con los de Leinders (1979) en las asignaciones filogenéticas así como en los ambientes en los que se desarrollan estos movimientos.

A partir de los análisis realizados se puede establecer una diferenciación clara entre las falanges de bóvidos típicos de ambientes abiertos y áridos, y aquellas de cérvidos que habitan en áreas forestales en función de la forma y tamaño del proceso palmar (FII 5, FII 6 y FII 7). Esta discriminación filogenética se ve también reflejada en la simetría de la epífisis distal (FII 9). Las especies de ambientes abiertos se caracterizan además por presentar formas achatadas (FII 4), mientras que las formas alargadas son típicas de una locomoción de tipo galope a saltos. Aquellas típicas de sustratos muy densos presentan asimismo marcas de inserción de los ligamentos interdigitales distales poco pronunciadas (FII 8).

En cuanto a la información locomotriz proporcionada por los análisis, es importante señalar que las especies que practican el galope+stotting no muestran diferencias, ni de longitud ni de grosor, entre las falanges anteriores y las posteriores.

FALANGE III

Tabla 4.15: Plantilla para la falange III

VISTA ABAXIAL

1 FORMA	1 +/- triángulo equilátero	2 Triángulo escaleno	3 Triángulo isósceles
Familia	<i>Bovidae (0,036)</i> <i>Giraffidae (0,028)</i>	<i>Bovidae (0,036)</i>	
Bioma	<i>Árido (0,019)</i>	<i>Árido (0,019)</i>	
Locomoción	<i>Galope (< 0,001)*</i>	<i>Galope (< 0,001)*</i>	
Sustrato	<i>Limpio (0,036)</i>	<i>Limpio (0,036)</i>	
Cobertura vegetal	<i>Matorral (0,042)</i>	<i>Matorral (0,042)</i>	

2 PERFIL DORSAL	1 Convexo o anguloso	2 +/- recto
Subfamilia	<i>Antilopinae (0,006)</i>	<i>Tropical (0,013)</i> <i>Forestal (0,006)</i>
Nº Bioma	<i>III - Desierto (0,013)</i>	
Bioma	<i>No Forestal (0,006)</i>	
Sustrato	<i>Limpio (0,050)</i>	

3 PERFIL DE LA SUPERFICIE PALMAR	1 Recto, ligeramente convexo o convexo	2 Cóncavo	3 Cóncavo-convexo
Familia		<i>Cervidae (0,017)</i>	<i>Cervidae (0,017)</i>
Subfamilia			<i>Capreolinae (0,043)</i>
Nº Bioma		<i>I - Pluvial (0,026)</i>	
Bioma		<i>Tropical (0,026)</i>	
Sustrato	<i>Arenosos (0,031)</i>		

4 DIFERENCIA DE TAMAÑO ENTRE ANTERIORES Y POSTERIORES	1 Sí	2 No
Nº Bioma	<i>II - B. Tropical Deciduo (0,035)</i>	
Locomoción	<i>Galope a saltos (0,014)</i>	
Grupos funcionales	<i>8 (0,046)</i>	

5 TAMAÑO DEL TALÓN EN RELACIÓN A LA ALTURA TOTAL DE LA FALANGE	1 Grande; aprox. la 1/2 de la falange	2 Pequeño; menos de la 1/2 de la falange
Peso		<i>30-65 Kg. (0,043)</i>

6 PROYECCIÓN POSTERIOR DEL TALÓN RESPECTO AL BORDE DORSAL PROXIMAL	1 El talón se proyecta poco	2 El talón se proyecta mucho
Bioma	<i>Mixto3 (0,023)</i>	<i>Árido (0,005)</i>
Locomoción	<i>Galope a saltos (0,046)</i>	<i>Galope (0,001)*</i>
Cobertura vegetal		<i>Matorral (0,021)</i>
Peso	<i>10-30 Kg. (0,006)</i>	

7 ÁNGULO QUE FORMAN LAS CARAS ANTERIOR Y DORSAL DE LA FACETA	1 $\approx 90^\circ$	2 $> 90^\circ$
Familia	<i>Bovidae (0,037)</i>	

8 PLATAFORMA POSTERIOR DE APOYO PARA LA 2ª FALANGE	1 Desarrollada	2 Poco desarrollada
Familia	Bovidae (0,002)	Cervidae (0,004)
Subfamilia	Bovinae (0,049)	
Sustrato	Forestal (0,020) Limpio (0,020)	

9 ACUÑAMIENTO DEL TALÓN	1 Acufiado	2 Cuadrado-redondeado
Peso	10-30 Kg. (0,015)	

VISTA AXIAL

10 INSERCIÓN DE LOS LIGAMENTOS INTERDIGITALES DISTALES	1 Desarrollado	2 Poco desarrollado
Familia		Bovidae (0,019)
Subfamilia		Antilopinae (0,018)
Locomoción		Stotting (0,007)
Cobertura vegetal	Bosque Denso (0,018)	
Grupos funcionales		2 (0,037)

VISTA PALMAR

11 ANCHURA DE LA SUPERFICIE PALMAR	1 Ancha	2 Estrecha
Bioma		Mixto 1 (0,030) Mixto 2 (0,039)
Peso		30-65 Kg. (0,042)

VISTA PROXIMAL

12 INCLINACIÓN DE LA SUPERFICIE PALMAR RESPECTO A LA HORIZONTAL	1 Inclínada	2 Poco inclinada
Familia	Cervidae (0,026)	Bovidae (< 0,001)*
Bioma	Húmedo (0,005)	
Locomoción		Stotting (0,001)*
Cobertura vegetal	Bosque Denso (0,036)	Llanura Arbolada (0,023) Llanura Herbácea (0,027)

13 EMINENCIA PIRAMIDAL	1 Muy desarrollada	2 Desarrollada	3 Poco desarrollada
Subfamilia	Antilopinae (0,005)		
Locomoción	Galope (0,005)		
Sustrato	Arenosos (< 0,001)* Pedregosos (0,008)		
Cobertura vegetal	Llanura Herbácea (0,040)	Llanura Herbácea (0,040)	
Peso		90-250 Kg. (0,002)	
Grupos funcionales	2 (0,032)		

Nuestros resultados coinciden con las asignaciones taxonómicas establecidas por Heintz (1970) en los caracteres FIII 1 y FIII 8 pero no en el FIII 5. En cuanto a las relaciones determinadas por Köhler (1993) y DeGusta & Vrba (2005b) coincidimos en las relaciones mostradas por los

estadios 1 y 2 de la variable FIII 13, pero no podemos establecer relaciones ambientales a partir del estadio 3. Con el primer autor, coincidimos además en la determinación ambiental a partir del carácter FIII 2, mientras que sólo estamos de acuerdo con los segundos en que la variable FIII 8 no proporciona ninguna relación de este tipo.

Discusión de los caracteres ecomorfológicos

- **FIII 1 “Forma” y FIII 6 “Proyección posterior del talón respecto al borde dorsal proximal”**

Los resultados muestran que existe una relación muy estrecha entre morfologías de triángulo equilátero o escaleno y el galope debido, principalmente, al gran desarrollo del talón posterior permitido por estas formas. En esta prominencia se insertan los tendones del músculo flexor digital profundo, cuya acción consiste esencialmente en flexionar los dedos. Además, una plataforma desarrollada permite una articulación de aproximadamente 90° entre la segunda y la tercera falange, lo que hace que el peso y la fuerza de propulsión se transfieran verticalmente a la superficie de articulación de la tercera falange.

- **FIII 4 “Diferencia de tamaño entre las falanges anteriores y posteriores”**

Los resultados muestran nuevamente, como en el caso de la primera y la segunda falange, que especies que presenten terceras falanges de diferente tamaño presentan diferente movilidad entre ambos miembros, facilitando movimientos de tipo galope a saltos, típico de ambientes boscosos.

- **FIII 10 “Inserción de los ligamentos interdigitales distales”**

Los resultados nos inducen a pensar que los taxones que realizan movimientos de tipo stotting necesitan ligamentos interdigitales distales que no se inserten fuertemente en las falanges. Dichos movimientos podrían verse favorecidos por tendones relativamente laxos al proporcionar estos un mecanismo lo suficientemente elástico para un

correcto rebote sin riesgo de lesión. Por el contrario, los ambientes de vegetación muy densa favorecerían el desarrollo de tendones más fuertes para evitar una excesiva hiperextensión en superficies irregulares.

- **FIII 12 “Inclinación de la superficie palmar respecto a la horizontal”**

Una mayor inclinación de la superficie palmar implica que la falange tiene una posición más tumbada hacia su parte interdigital o axial, presentando mayor superficie de contacto entre el borde palmar y el suelo, produciendo el conocido efecto “raqueta de nieve”. Nuestros resultados muestran que las superficies inclinadas están relacionadas con la familia Cervidae pero también con biomas húmedos y bosques densos, en los cuales los terrenos irregulares, nevados o encharcados requieren una mayor superficie de contacto para que el individuo no se hunda o resbale. En cambio las falanges que presentan facetas poco inclinadas son típicas de bóvidos y de ambientes de llanura y stotting. En este tipo de locomoción, una superficie de apoyo estrecha resulta ventajosa ya que lo que se persigue es un contacto mínimo con el suelo durante el rebote.

- **FIII 13 “Eminencia piramidal”**

Un proceso extensor muy desarrollado está, según Leinders (1970), muy relacionado con un alto grado de articulación entre las falanges segunda y tercera (ver discusión de los caracteres FIII 1 y FIII 6). Este autor afirma que los tendones extensores digitales necesariamente tienen que estar situados en una posición más elevada y anterior en aquellas especies en las que se produce una mayor articulación anterior de la segunda falange respecto a la distal. El desarrollo de este proceso permite que los tendones pasen menos abruptamente a lo largo de la falange media, a la vez que una menor flexión en la articulación interfalángica proximal (entre la primera y la segunda falange), lo que repercute en un aumento del poder tractivo del músculo.

Nuestros resultados apoyan lo establecido por Leinders (1970), y son congruentes con los obtenidos para los caracteres FIII 1 y FIII 6 de la falange distal.

Se puede resumir que las falanges típicas de especies de ambientes áridos y abiertos presentan morfologías de triángulo equilátero o escaleno (FIII 1), con perfiles dorsales convexos o angulosos (FIII 2), superficies palmares no cóncavas y poco inclinadas (FIII 3, FIII 12), talones muy proyectados hacia la parte posterior (FIII 6) y eminencias piramidales bien desarrolladas (FIII 13). En cambio, aquellas de ambientes más densos presentan diferentes tamaños entre anteriores y posteriores (FIII 4), perfiles cóncavos (FIII 2), marcas de los ligamentos interdigitales distales desarrolladas (FIII 10) y superficies palmares inclinadas respecto a la horizontal (FIII 12).

En cuanto a las adaptaciones a los diferentes tipos de locomoción, en el caso del galope se corresponden de manera muy exacta con los ambientes abiertos anteriormente descritos, presentando además un escaso desarrollo de los ligamentos interdigitales distales (FIII 10). El galope a saltos se relaciona asimismo con una diferencia de tamaño entre las falanges anteriores y posteriores (FIII 4) y con un talón posterior poco proyectado (FIII 6).

4.5. CONCLUSIONES GENERALES

El hecho de que la mayor parte de las asociaciones que han resultado muy significativas ($p \leq 0,001$) puedan reflejar adaptaciones más relacionadas con ambientes áridos, abiertos y arenosos, frente a otros de tipo más forestal, arbustivo o pantanoso puede deberse a varias cuestiones. En primer lugar, el que este tipo de medios estén sobrerrepresentados en nuestra muestra, tanto por la selección de especies particulares como de subfamilias (que tienden a compartir características ambientales similares). En segundo lugar, podría ocurrir

que, puesto que el origen de los rumiantes se encuentra en ambientes forestales densos, todas las especies compartan unos rasgos comunes ancestrales a ese tipo de medios, haciéndose más patentes las “nuevas” adaptaciones en paisajes antagónicos a los originales.

En vista de los resultados, se puede extraer como conclusión general que el metatarso III-IV es el mejor indicador ecomorfológico entre los huesos del autopodio de los rumiantes, mientras que los carpales proporcionan muy poca información. Además, entre las adaptaciones eco-etológicas más significativas que presenta dicho hueso, la mayor parte de ellas se concentran en su superficie de articulación proximal y en la epífisis distal.

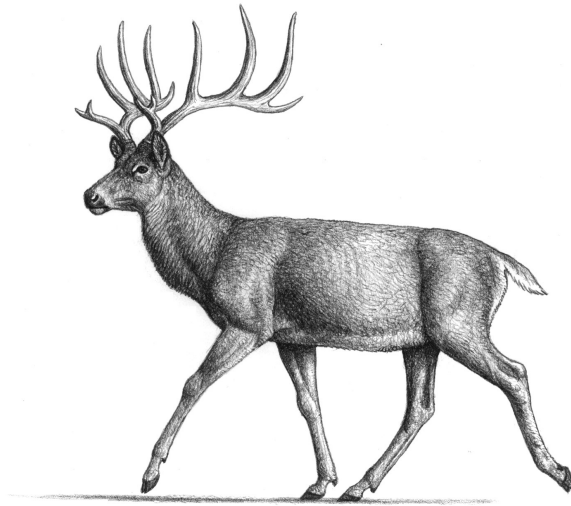
El resto de huesos (tarsales, falanges y metacarpo III-IV) proporcionan una información sustancialmente menor, sobre todo si se tienen en cuenta sólo los valores muy significativos ($p \leq 0,001$), aunque los resultados proporcionados por estos elementos mejoran considerablemente si se amplía este rango hasta valores de $p \leq 0,050$.

Se puede concluir también que las adaptaciones mostradas al galope y/o stotting, tienden a limitar el movimiento de los huesos en el plano parasagital, además de estar estrechamente asociadas con bóvidos de ambientes áridos y abiertos. Las especies que presentan galope a saltos y/o zigzag en ambientes forestales o densos, muestran en cambio un patrón que permite mayor libertad en las articulaciones de los huesos, y suele ser más típico de los ciervos. Estos datos nos permiten corroborar algunas de las adaptaciones propuestas por autores previos.

En cuanto a los resultados obtenidos para el resto de familias (Giraffidae, Moschidae, Antilocapridae y Tragulidae), no podemos establecer asociaciones válidas entre variables debido al reducido número de representantes actuales, aunque sí se pueden establecer morfologías compartidas en función del ambiente con otros rumiantes o propias de esos grupos.

***“La ciencia es un ejercicio de inferencias, no un
catálogo de datos”***

- Stephen Jay Gould -



5. INFERENCIAS ECOLÓGICAS EN RUMIANTES VILAFRANQUIENSES DE ESPAÑA Y FRANCIA A PARTIR DE LA MORFOLOGÍA DEL AUTOPODIO

5.1. EL VILAFRANQUIENSE EN EUROPA OCCIDENTAL

El término Villafranquiense fue inicialmente propuesto por Pareto (1865) para designar la fauna de los depósitos lacustres de los alrededores de Villafranca d'Asti (Piedmont), en el noroeste de Italia (Azzaroli, 1988; Rook & Martínez-Navarro, 2010). Este término, que originalmente hacía referencia a una edad faunística correspondiente al Plioceno superior, se hizo extensible a todas las asociaciones faunísticas similares de Europa, principalmente España y Francia, así como a asociaciones fósiles del Pleistoceno inferior. En la figura 76 se muestra la situación de algunos de los principales yacimientos Villafranquienses en Europa.

Según el sistema definido por Mein (1975a, b), el Villafranquiense comprende las dos últimas zonas: MN16, correspondiente al Villafranquiense inferior y MN17, al Villafranquiense medio. Este sistema constaba en origen de una serie de unidades biocronológicas (MN o edades de mamíferos) para el Neógeno europeo, cuya determinación ha sufrido numerosas revisiones (Mein, 1979, 1990, 1999; de Bruijn et al., 1992). Actualmente se consideran 17 unidades MN, cada una representada por una localidad de referencia, las cuales están basadas en: I) asociaciones faunísticas; II) primeras apariciones y III) últimas apariciones de macro y micromamíferos (Domingo et al., 2007). El Villafranquiense superior abarca las zonas MNQ18 y MNQ19 del sistema definido por Guérin (1980, 1982) para el cuaternario, basado principalmente en faunas de macromamíferos (Palombo & Valli, 2003-2004), continuación del establecido por Mein (1975a, b), aunque de uso menos extendido.

Durante la realización de este trabajo el límite Plioceno-Pleistoceno ha sido redefinido en función de evidencias paleoclimáticas y de los cambios en la biota asociados, entre ellos la aparición de género *Homo* (IUGS, Junio, 2009).



Figura 76. Situación de algunos de los principales yacimientos villafranchienses del Mediterráneo y Europa occidental. 1. Huélago, 2. El Rincón-1, 3. La Puebla de Valverde, 4. Villarroya, 5. Senèze, 6. Saint-Vallier, 7. Perrier-Pardines, 8. Chilhac, 9. Viallette, 10. Cornillet, 11. Olivola, 12. Costa San Giacomo, 13. Dafneró, 14. Sésklo, 15. Vólax, 16. Vaterá, 17. Varshets, 18. Erpfingen Höhle, 19: Tegelen, 20. Norwich Crag. Se muestran en color sólido los yacimientos estudiados en este trabajo.

Fig. 76. Location of some of the main villafranchian fossil sites in the Mediterranean and Western Europe. 1. Huélago, 2. El Rincón-1, 3. La Puebla de Valverde, 4. Villarroya, 5. Senèze, 6. Saint-Vallier, 7. Perrier-Pardines, 8. Chilhac, 9. Viallette, 10. Cornillet, 11. Olivola, 12. Costa San Giacomo, 13. Dafneró, 14. Sésklo, 15. Vólax, 16. Vaterá, 17. Varshets, 18. Erpfingen Höhle, 19: Tegelen, 20. Norwich Crag. Localities studied in this work are shown in solid.

El nuevo límite se vuelve a situar en 2,588 Ma, por lo que yacimientos europeos que históricamente han pertenecido al Plioceno, como La Puebla de Valverde, Saint-Vallier, Senèze, Le Coupet, Chilhac, Costa San Giacomo u Olivola, entre otros, se consideran ahora pleistocenos.

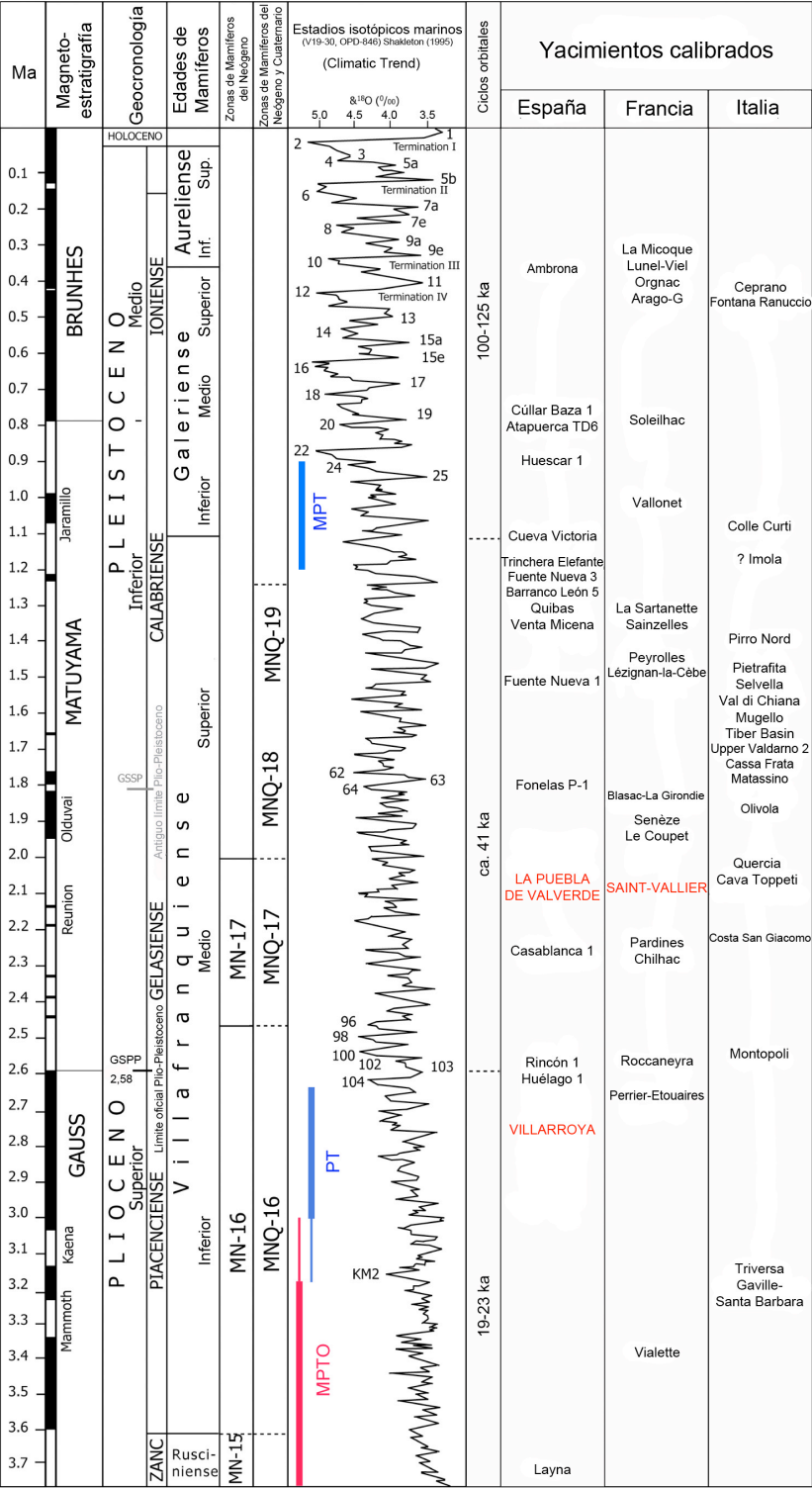
Las faunas villafranchienses marcan una transición en la que todavía conviven grupos típicos del Mioceno junto con otros nuevos que originarán las faunas cuaternarias (Andrés, 2011).

5.2. YACIMIENTOS VILLA FRANQUIENSES ANALIZADOS

Las localidades estudiadas en este trabajo se caracterizan por presentar una edad similar y una serie de especies en común. Todas ellas

Fig. 77. Tabla cronológica en la que se muestra la posición biocronológica de los yacimientos estudiados así como su relación temporal con otros yacimientos plio-pleistocenos de España, Francia e Italia.

Fig. 77. Chronological table with the biochronological position of each studied fossil site, as well as their temporal relation with other Plio-Pleistocene localities in Spain, France and Italy.



han sido ampliamente reconocidas a nivel internacional, ya sea por su importancia como nivel de referencia para un periodo determinado (Saint-Vallier), como por la abundancia y conservación de sus restos fósiles (Villarroya y La Puebla de Valverde). En la figura 77 se puede ver la distribución estratigráfica de los yacimientos estudiados así como de las especies de rumiantes presentes en ellos, su relación con otros yacimientos europeos, la magnetoestratigrafía o los estadios isotópicos marinos.

Villarroya (Logroño, España)

El yacimiento de Villarroya, junto con Huélagos y El Rincón 1, es uno de los más importantes del Villafranchense inferior (MN16) en España, y el más diverso en cuanto a número de taxones: 20, frente a 10 de Huélagos y 6 del Rincón 1 (Domingo et al., 2007). La diferencia entre estos yacimientos se basa fundamentalmente en la presencia de *Hipparion* en el primero (MN16a), mientras que en los segundos (MN16b) aparece ya el género *Equus*. Villarroya se localiza en la cubeta de Villarroya, en el límite entre los pueblos de Villarroya y Muro de Aguas, al NE de la Sierra de Cameros (La Rioja) (Fernández de Bobadilla, 1963) (Fig 78).

Se trata de una cuenca de tipo semigraben originada por una falla con orientación E-O y rellena por sedimentos continentales lacustres y de abanicos aluviales (Pueyo et al., 1996). Está formada por dos unidades tectosedimentarias, separadas por una ruptura sedimentaria de origen climático que indica un cambio hacia condiciones más áridas en la unidad superior (Muñoz, 1992; Muñoz et al., 1992), siendo ésta en la que se localiza el yacimiento de Villarroya. La secuencia inferior, menos potente que la superior, descansa sobre calizas jurásicas y cretácicas, y está constituida por materiales aluviales sobre cuyo techo se depositan sedimentos lacustres de unos 30 m de espesor (Pueyo et al., 1996; Anadón et al., 2002). La unidad superior ocupa la mayor parte de la cuenca, con una potencia de unos 70 m. Presenta facies mixtas lutítico-arenosas de

ambientes palustres que pasan a techo a areniscas y conglomerados de origen aluvial (Pueyo et al., 2005).

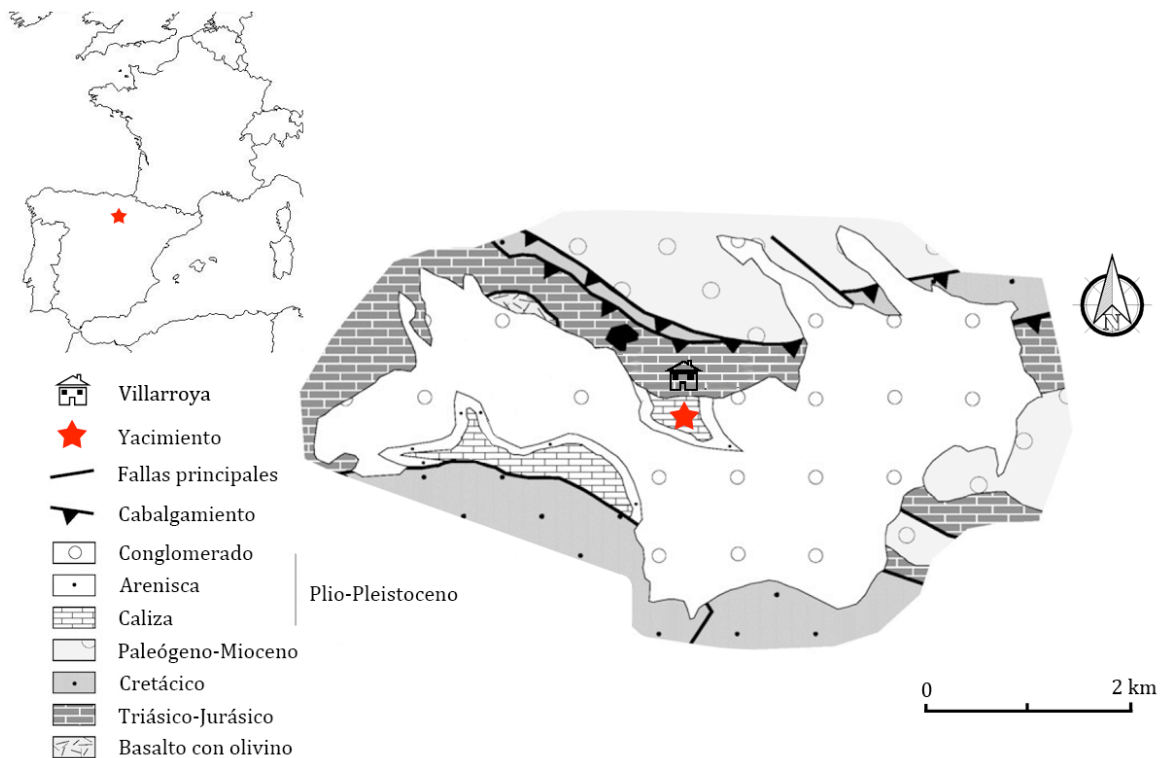


Fig 78. Localización del yacimiento de Villarroya. Esquema geológico (modificado de Gauthier & Muñoz, 2009).

Fig. 78. Location of Villarroya site. Geological scheme (after Gauthier & Muñoz, 2009).

En cuanto a la génesis del yacimiento, Arribas (1999) propone que los hiénidos jugaron un papel fundamental en la acumulación de huesos, ya que los yacimientos formados por la acción de estos carnívoros presentan una mayor diversidad de especies y restos fósiles más íntegros desde un punto de vista tafonómico.

La asociación faunística de esta localidad es la característica de la zona MN16 basal, con *Hipparion rocinantis* y *Anancus arvernensis* (Alberdi et al. 1982; Azanza et al., 1989). Sin embargo, diferentes estudios magnetoestratigráficos la han situado en edades más recientes, habiendo sido recientemente datada la unidad tectosedimentaria inferior mediante magnetoestratigrafía en 2.8 – 3.0 Ma, por lo que la edad de estos

yacimientos es muy controvertida (Pueyo et al., 1996, 1997; Alberdi & Azanza, 1997; Alberdi et al., 1997; Laplana et al., 1999; Agustí & Oms, 2001; Azanza et al., 2003; Domingo et al., 2007).

Numerosos autores han estudiado la fauna de este yacimiento (Villalta, 1952; Villalta y Crusafont, 1953; Heintz, 1970; Alberdi, 1974; Soria, 1979; y Alcalá et al., 1987), aunque otros aspectos como la tafonomía o la paleoecología han sido bastante menos tratados. Las listas faunísticas han estado en constante revisión (Azanza et al., 1989, 1997; Arribas y Bernad, 1994; Nieto et al., 1997), siendo los carnívoros especialmente diversos frente a otros grupos como roedores, artiodáctilos o perisodáctilos. Entre los rumiantes se encuentran las especies de cérvidos *Croizetoceros ramosus*, "*Cervus*" *perrieri* y *Arvernoceros ardei* (Heintz, 1970; Azanza et al., 1989) y los bóvidos *Leptobos elatus*, *Hesperidoceras merlae*, *Gazella borbónica* y *Gazellospira torticornis* (Andrés, 2011). Esta última especie es la mejor representada en el yacimiento entre los bóvidos, mientras que *C. ramosus* lo es entre los cérvidos, siendo muy escasos los restos de las otras dos especies de ciervos.

La Puebla de Valverde (Teruel, España)

El yacimiento de La Puebla de Valverde es el yacimiento más importante del Villafranchiense medio (MN17) en España. Se localiza al SE de la localidad de la cuál recibe el nombre, en la provincia de Teruel (Fig 79). La depresión de Carrión alberga los sedimentos neógenos continentales, que se apoyan discordantemente sobre materiales mesozoicos y terciarios afectados por la tectónica de la Cordillera Ibérica (Sinusía et al., 2004). Estos depósitos continentales, detríticos y carbonatados, se presentan como facies lacustres cubiertas por abanicos aluviales, dentro de los cuales se emplazan los niveles fosilíferos. Estos paquetes, de entre 30 cm y algo más de 1 m, presentan una litología limosa y de areniscas rojizas (Adrover et al., 1974; Gautier y Heintz, 1974). En lo referente al origen del yacimiento parece que, al igual que en el caso de

Villarroya, los grandes hiénidos jugaron un papel muy importante en su formación (Arribas, 1999). Otros estudios tafonómicos (Merino Cristobal, 1999) muestran que los huesos presentan cementos diagenéticos que indican que la fosilización se produjo en un medio subaéreo-badoso.

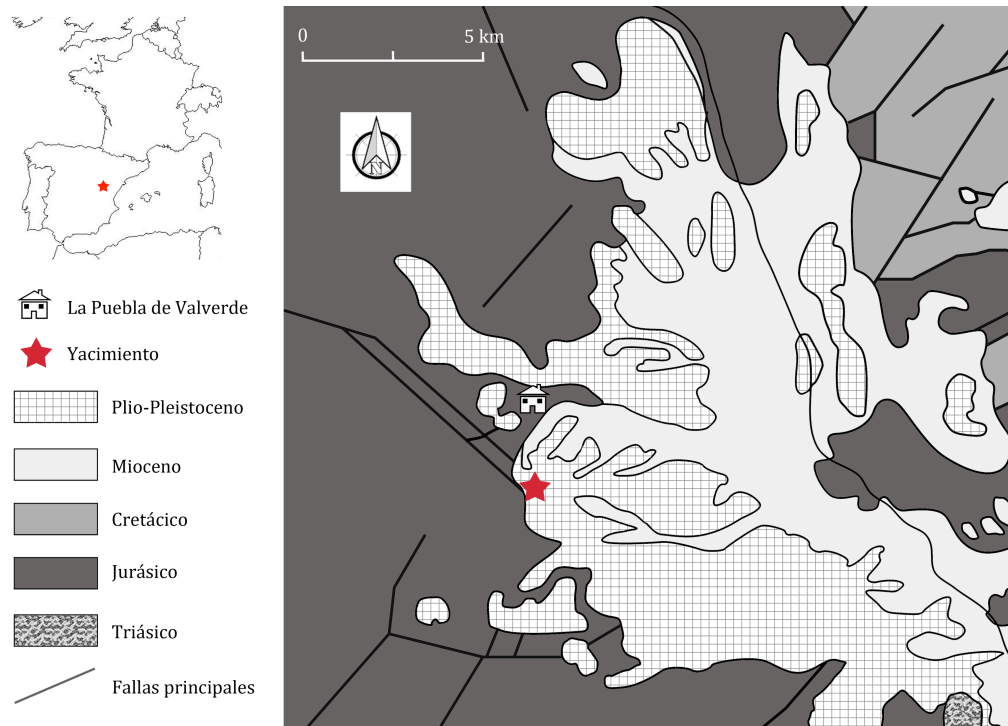


Fig. 79. Localización del yacimiento de La Puebla de Valverde. Esquema geológico (modificado de Cortés, 1999).

Fig. 79. Location of La Puebla de Valverde site. Geological scheme (after Cortés, 1999).

La edad biocronológica del yacimiento se ha establecido fundamentalmente a partir de la macrofauna puesto que los micromamíferos son poco abundantes. Sinusía et al. (2004) han acotado la edad del yacimiento mediante magnetoestratigrafía, situándolo entre 2,14 y 1,95 Ma, una edad similar a la de Saint-Vallier.

La Puebla de Valverde presenta una gran diversidad faunística (22 especies de mamíferos y 3 de aves), y es además la localidad tipo del cérvido *Croizetoceros ramosus pueblensis*. La lista faunística completa fue presentada por Gautier y Heintz (1974), aunque ha sufrido constantes

revisiones y sucesivos cambios en las determinaciones (Adrover et al., 1974; Heintz, 1978; Azanza et al., 1989; Alberdi et al., 1997; Azanza et al., 1997; Nieto et al., 1997). Al contrario que en otros yacimientos como Villarroya o Saint-Vallier, donde los carnívoros constituyen el grupo más diverso, en La Puebla de Valverde este lugar lo ocupan los rumiantes, con 6 taxones. Encontramos la asociación de cérvidos típica del Villafranquiense medio y superior, *Croizetoceros-Metacervoceros-Eucladoceros*, así como un caprino, *Gallogoral meneghinii*, y dos antilopinos, *Gazellospira torticornis* y *Gazella borbonica*. Esta última es, a diferencia de Villarroya donde está escasamente representada, la especie dominante (junto con *Equus stenonis*), además de ser la localidad europea villafranquiense que ha proporcionado mayor número de restos de este taxón. Sin embargo, llama especialmente la atención la ausencia del gran bovino característico del Villafranquiense europeo, *Leptobos*, que puede ser debida a factores tanto de carácter ecológico como tafonómico.

Saint-Vallier (Drôme, Francia)

Debido a la diversidad, riqueza y estado de conservación de los fósiles de esta localidad, Saint-Vallier ha sido seleccionada como referencia biocronológica internacional para la unidad MN17. Se trata probablemente del yacimiento más estudiado, entre los tres tratados en este trabajo, desde un punto de vista geológico, tafonómico y paleoecológico (Viret, 1954; Kurtén, 1968; Eiseman & Guérin, 1984; Debard et al., 1994; Guérin, 1998; Guérin et al., 2004; Valli, 2004a, b; Valli & Palombo, 2008). Además, es el único para el que se ha esbozado una aproximación de la locomoción de las especies que lo conforman (Guérin, 1998), aunque de forma excesivamente genérica, como veremos más adelante.

El yacimiento de Saint-Vallier se sitúa al este del río Ródano en la parte alta de la meseta de Montrebut (Drôme), desde donde se divisa el pueblo que le da nombre, a unos 70 km al sur de Lyon (Fig. 80). En la

figura 81 se muestra la localización de este yacimiento junto con otras localidades villafranquienses cercanas.

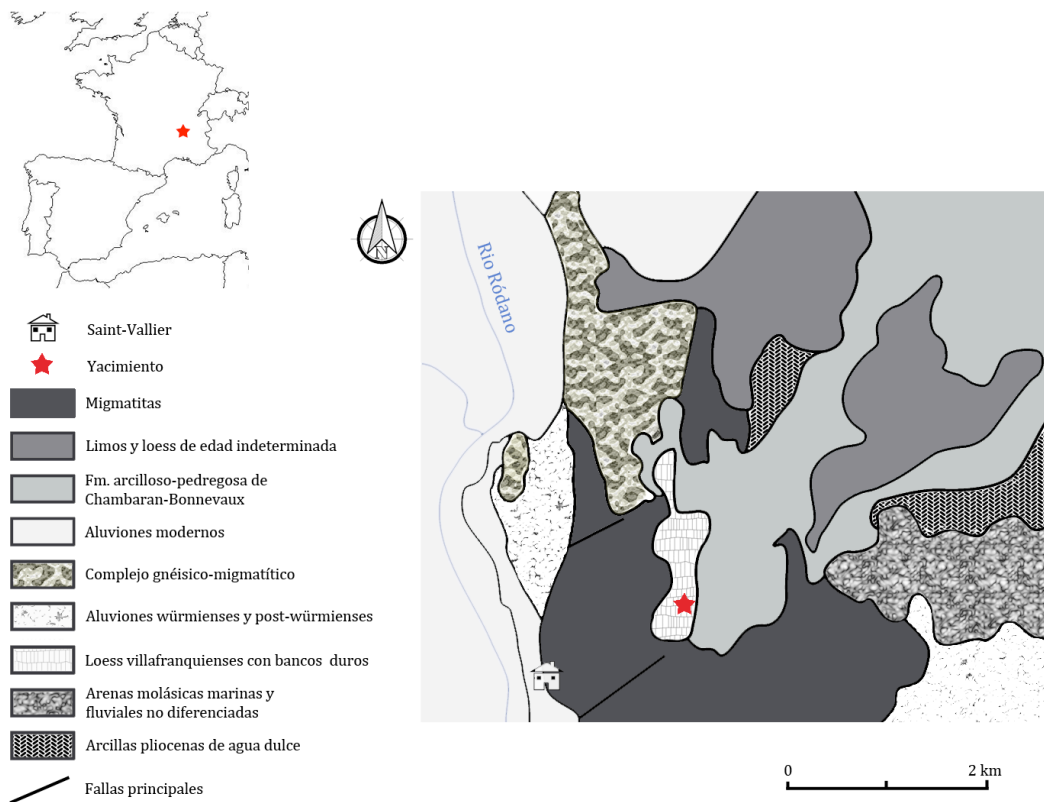


Fig. 80. Localización del yacimiento de Saint-Vallier. Esquema geológico.

Fig. 80. Location of Saint-Vallier site. Geological scheme.

Los niveles fosilíferos se encuentran en los famosos “banc durcis” (bancos duros), calcretas intercaladas en sedimentos de tipo loess. De las cinco unidades de calcretas presentes en la serie estratigráfica, los fósiles aparecen exclusivamente en los denominados LD2 y LD3 (Viret, 1954; Debard et al., 1994). El nivel LD3, mucho más rico en fósiles, presenta en su techo un horizonte de tefra proveniente de una erupción del Monte Dore. La datación de dicha tefra y de esmalte dental de ciervo del nivel LD3 (Bouchez et al., 1983-1984) han arrojado edades sensiblemente convergentes de entre 1,9 y 2,2 Ma.

En cuanto a la génesis del yacimiento, el agua parece ser el agente responsable de la acumulación de huesos en Saint-Vallier (Viret, 1954;

Debard et al., 1994). Durante inundaciones o lluvias torrenciales, el agua transportaría los huesos y los depositaría en los lugares más favorables para la acumulación (depresiones o canales provisionales), aunque hay evidencias de que los huesos no viajaron grandes distancias (Valli, 2004b).

Este yacimiento presenta una gran diversidad faunística, con 42 especies de mamíferos, entre los que se encuentran un mayor número de carnívoros que de cualquier otro grupo, además de 8 especies de aves (Guérin et al., 2004). Entre los taxones más representados se encuentran numerosos rumiantes como *Metacervoceros rhenanus*, *Eucladoceros senezensis* y *Gazella borbonica*, seguidos por *Croizetoceros ramosus* y *Leptobos elatus*, mientras que *Gazellospira torticornis* y *Gallogoral menghini* están muy poco representados (Crégut-Bonnoure & Valli, 2004).

Como se ha comentado al comienzo de la descripción de este yacimiento, Guérin (1998) hace un intento por clasificar a las especies de mamíferos presentes en esta localidad desde un punto de vista locomotriz. Para ello, hace una distinción entre tipos de locomoción con los que, junto con otros factores como talla corporal y dieta, pretende aportar información sobre la vegetación, la orografía y la humedad ambiental. Toma su clasificación de Fleming (1973), quien distingue grandes grupos en categorías muy genéricas, como terrestres, arbóreos, acuáticos, etc. Guérin (1998) considera que para una mejor caracterización de las comunidades fósiles se debe distinguir dentro de los grandes mamíferos terrestres entre corredores, ubicuos y forestales. Dentro de los corredores incluye a todos los bóvidos, así como a *Equus* y a carnívoros como *Euryboas* y *Acinonyx*. Entre los ubicuos están *Vulpes*, *Megantereon*, *Crocuta*, *Anancus* o *Dicerorhinus*. Por último, los forestales serían los 3 ciervos presentes (*Croizetoceros ramosus*, *Metacervoceros rhenanus* y *Eucladoceros senezensis*), *Ursus* y *Lynx*. Como se desprende de las agrupaciones de especies incluidas en las distintas categorías y de las categorías mismas, se trata de una clasificación que pretende aportar datos sobre el ambiente de manera excesivamente general, combinando rasgos ambientales y

locomotores. Sin embargo, no presenta un carácter biomecánico o ecomorfológico, al mezclar especies que se desplazan de maneras totalmente diferentes, como ungulígrados, digitígrados y plantígrados.

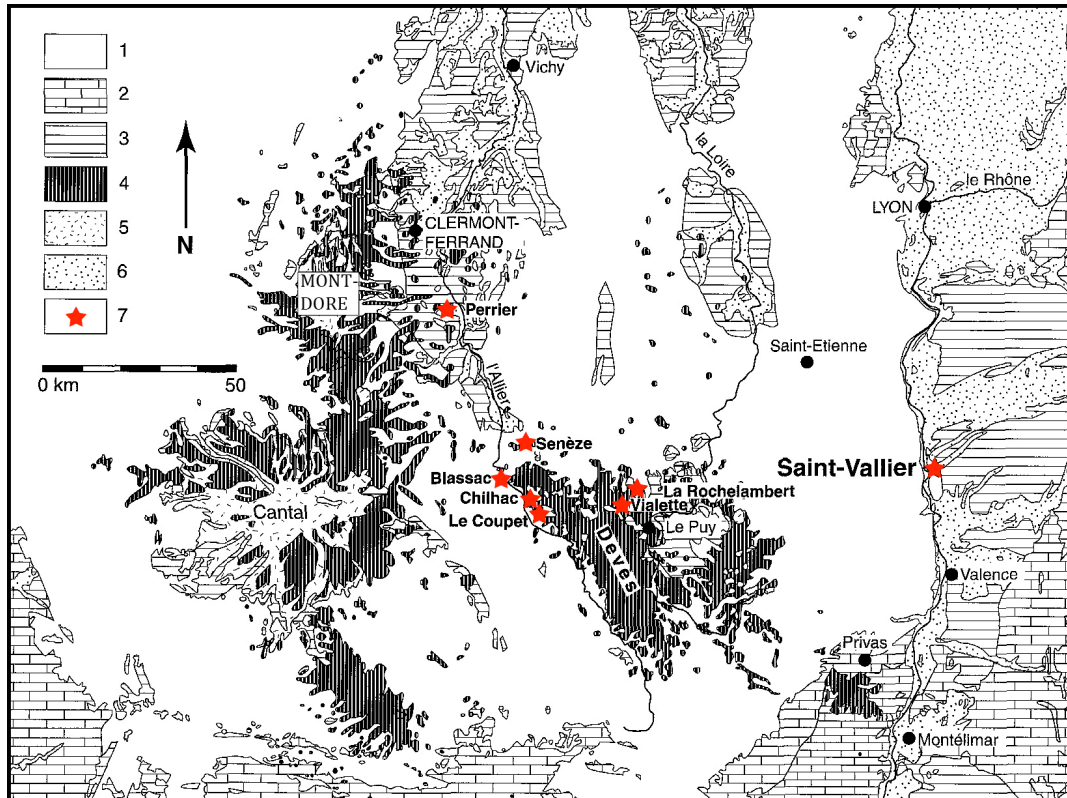


Fig. 81. Localización del yacimiento de Saint-Vallier y del volcán Mont-Dore y otros yacimientos fosilíferos con tefras u horizontes tefríticos provenientes del Mont-Dore. 1. Paleozoico; 2. Mesozoico; 3. Cenozoico; 4. Vulcanismo cenozoico; 5. Fallas principales; 6. Zona de emisión de los piroclastos del Mont-Dore; 7. Yacimientos plio-pleistocenos de mamíferos con tefras o niveles tefríticos. (Modificado de Pastre, 2004).

Fig. 1. Location of Saint-Vallier site and the Mont-Dore volcano and other fossiliferous sites with tephra or tephric horizons from the Mont-Dore. 1. Paleozoic; 2. Mesozoic; 3. Cenozoic; 4. Cenozoic volcanism; 5. Main faults; 6. Origin of the Mont-Dore pyroclastites; 7. Plio-pleistocene fossiliferous sites with tephra or tephric layers.

5.3. ESPECIES FÓSILES E INFERENCIAS PALEOAUTOECOLÓGICAS

La determinación de los ambientes y de las locomociones características de las especies fósiles se ha llevado a cabo a partir de las adaptaciones definidas para las especies actuales (caracteres morfológicos

que presentan alta significación con las variables ecológicas), aplicando las plantillas elaboradas para cada hueso en el capítulo 4. En las tablas 5.1 y 5.2 se muestran las adaptaciones para los ciervos y los bóvidos respectivamente.

El resto de caracteres significativos (con una significación menor, $0,050 \leq p < 0,001$) han sido considerados en la mayoría de los casos de manera global, como apoyo a los primeros, cuando la información suministrada por éstos es insuficiente. Estos caracteres se especifican en el anexo 4.

Por lo general no se han encontrado diferencias importantes en la morfología de las diferentes poblaciones de bóvidos y cérvidos analizados, aunque en algún caso particular es posible observar ligeras diferencias intraespecíficas

5.3.1. La familia Cervidae

Los ciervos del Plio-Pleistoceno europeo presentan una asignación genérica complicada debido a problemas sistemáticos y de nomenclatura, derivados de las dificultades a la hora de establecer sus relaciones filogenéticas. Así, consideramos *Metacervoceros* Dietrich, 1938 como el género válido para la especie *Metacervoceros rhenanus* (Dubois 1904), en el que Croitor (2006) incluye sinónimos como *Cervus (Axis) rhenanus*, *Cervus phillisi*, "*Cervus*" *perolensis*, *Pseudodama rhenanus*, *Pseudodama* cf. *lyra* o *Cervus ichnoceros*, entre otros. En cuanto al género *Eucladoceros* Falconer, 1868 aceptamos la especie *Eucladoceros senezensis* (sin: *Eucladoceros ctenoides*) para la forma presente en La Puebla de Valverde y Saint-Vallier (Garrido, 2008a). En Europa la asociación de ciervos *Croizetoceros* - *Cervus Perrieri* - *Arvernoceros ardei* es la típica del Villafranchiense inferior, mientras que *Croizetoceros* - *Metacervoceros* - *Eucladoceros* es característica durante el Villafranchiense medio y superior (Azanza et al., 1997). Los datos ecomorfológicos de las especies de ciervos actuales y los inferidos para las especies fósiles

pueden verse en la tabla 5.1. Otros caracteres con una significación menor se muestran en el anexo 4.

Variable ecológica	# Carácter	Estado de carácter	Mun.	Cer.		Capreol.								Hyd.	Cer.				Representatividad Nº especies	Representatividad %
			<i>M. muntjak</i>	<i>E. cephalophus</i>	<i>E. davidianus</i>	<i>A. porcinus</i>	<i>R. duvaucelii</i>	<i>O. virginianus</i>	<i>P. puta</i>	<i>A. alces</i>	<i>R. tarandus</i>	<i>H. bisulcus</i>	<i>O. bezoarticus</i>	<i>H. inermis</i>	<i>C. ramosus</i>	<i>M. rhenanus</i>	<i>E. senecensis</i>	<i>A. Ardei/C. Perrieri</i>		
Galope	21Mtt	1 y 2			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		23/23	100
	22Mtt	1			X	X	X	X		X	X	X	X	X					16/23	70
	42Mtt	2			X	X	X	X		X	X	X	X	X					15/24	63
	1FIII	1 y 2			X	X	X	X		X	X				X	X	X		18/18	100
	6FIII	2		X	X	X	X	X		X	X				X	X	X		16/17	94
	4Pis	1		X	X	X	X	X		X	X				X				22/23	96
Stotting	12FIII	2	X				X							X					16/19	84
	36Mtt	1							X		X								19/21	90
Zigzag	21Mtt	3	X	X															7/14	50
Bosque denso	15Ast	2	X	X		X		X	X		X	X		X	X				13/15	87
	21Mtt	3	X	X														X	7/14	50
	22Mtt	2	X	X		X			X	X				X	X	X	X		13/15	87
	33Mtt	1	X	X	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X	X		13/13	100
	42Mtt	1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		14/15	93
Forestal claro	31Ast	1 y 3 B. Claro						X		X	X			X					8/8	100
	2Magn	2 B. Tr. Deciduo	X	X		X	X	X		X					X				16/18	89
	10FI	2 Taiga		X				X	X	X	X								7/9	78
	8Mtt	1 y 3 B. Caduc.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	7/7	100
No forestal	24Ast	2 Pradera															X		5/5	100
	16Mtt	1 Ll. Arbolada				X			X				X		X ¹				15/16	94
	42Mtt	2 Pradera																	7/7	100
Árido	4Calc	2													X				8/14	57
	9Calc	2																	10/14	71
	10Calc	2																	8/14	57
	13Cub	2							X						X		X		16/17	94
	14Cub	2											X						11/17	65
	6FII	1																	12/17	71
	10Mtt	1			X									X		X			14/16	88
	25Mtt	1			X			X		X									14/16	88
	32Mtt	1																	15/16	94
	33Mtt	2									X								11/15	73
	42Mtt	2																	14/18	78
	24Ast	2															X		11/14	79
Desierto	42Mtt	2																	11/14	79
Sustratos arenosos	4Calc	2													X				5/7	71
	4Magn	1 y 2													X				8/8	100
	3FI	2 y 3							X				X						8/10	80
	6FII	1																	9/10	90
	12Cub	2											X						8/10	80
	14Cub	2											X						9/10	90
	13FIII	1						X		X	X		X						7/7	100
	32Mtt	1																	10/10	100
	38Mtt	1	X																8/10	80
Sustratos pedregosos	42Mtt	2																	9/10	90
	14Cub	2										X							8/10	80
	15Calc	2	X			X									X ²		X ³		7/7	100
Sust. limpios	38Mtt	1	X																8/10	80
	42Mtt	2																	10/11	91
	23Mtt	3				X	X	X		X	X					X	X		14/28	50
Humedales	17Mtt	1		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X		28/28	100
	16Mtc	1 y 4					X			X	X			X		X			9/12	75

Tabla 5.1. Adaptaciones ecomorfológicas presentadas por las distintas especies de cérvidos estudiadas. En el primer bloque se muestran las especies actuales y en el segundo bloque las especies fósiles. El *Número (#)* y el *Estado de carácter* se pueden consultar en el anexo 4. *Estado de carácter* es aquél que ha resultado asociado significativamente ($p \leq 0.001$) con la variable ecológica (ver plantillas para cada hueso en el capítulo 4). *Representatividad Nº especies*: Nº de especies de rumiantes que presentan una adaptación/Nº total de especies de rumiantes que presentan la variable ecológica. *Cuadro gris*: estado de carácter

desconocido para esa especie. *Cuadro rojo*: especie que presenta la variable ecológica pero no la adaptación. *X negra*: especie que presenta tanto la variable ecológica como la adaptación. *X roja*: especie que presenta la adaptación pero no la variable ecológica. *X¹*: sólo presenta la adaptación la población de Villarroya; *X²*: presentan la adaptación las poblaciones de La Puebla de Valverde y Saint-Vallier; *X³*: sólo presenta la adaptación la población de Saint-Vallier. *Mun*: Muntiacinae; *Cer*: Cervinae; *Capreol*: Capreolinae; *Hyd*: Hydropotinae.

*Table 5.1. Ecomorphological adaptations displayed by the different species of studied cervids. The first block shows the extant species and the second, the fossil ones. The number (#) and Trait character (Estadio de carácter) can be checked in Appendix 4. Trait character is that one significantly associated ($p \leq 0.001$) with the ecological variable (see tables for each bone in chapter 4). Representativeness in number of species (Representatividad N° especies): number of species that present an adaptation/total number of species that present the ecological variable. Grey square: trait character unknown for that species. Red square: species that present the ecological variable but not the adaptation. Black X: species that present both ecological variable and adaptation. Red X: species that present the adaptation but not the ecological variable. *X¹*: only the Villarroya specimens show the adaptation; *X²*: the adaptation is displayed by the specimens from La Puebla de Valverde and Saint-Vallier. *X³*: only the Saint-Vallier specimens show the adaptation. *Mun*: Muntiacinae; *Cer*: Cervinae; *Capreol*: Capreolinae; *Hyd*: Hydropotinae.*

***Croizetoceros ramosus* (Croizet & Jobert, 1828)**

Croizetoceros es un ciervo extinto de talla media, similar al actual *Dama dama* (Rivals & Athanassiou, 2008). Incluido en la subfamilia Cervinae Goldfuss, 1820 y en la tribu Cervini Goldfuss, 1820, se describe por primera vez en el yacimiento francés de Etouaires por Croizet & Jobert (1828) como “*Cervus*” *ramosus*, pero es Heintz (1970) quien establece el género *Croizetoceros*. Las primeras poblaciones aparecen en el Rusciniense y desaparecen, sin dejar descendencia conocida, a finales del Villafranchiense, durante el cuál se encuentra ampliamente registrado en territorios occidentales de Eurasia (Garrido, 2008a).

Su distribución geográfica es amplia, encontrándose en numerosas localidades europeas:

España: Villarroya (Heintz, 1970; Azanza & Menéndez, 1989-1990; Jiménez et al., 1999), Huélagó-C (Azanza & Menéndez, 1989-1990; Azanza & Morales, 1989), La Puebla de Valverde (Crusafont-Pairó et al., 1964; Heintz, 1970, 1974; Heintz & Aguirre, 1976; Azanza & Menéndez, 1989-1990) y posible presencia en La Calera 2 (Azanza & Menéndez, 1989-1990; Alcalá, 1994)

- Francia: Etouaires (Croizet & Jobert, 1828), Nogaret (Brugal et al., 1990), Vialette (Heintz, 1970), Saint Vallier (Viret, 1954), Pardines (Heintz, 1970), Chilhac (Heintz, 1970), Senèze (Heintz, 1970), Saint Vidal (Heintz, 1970), La Roche-Lambert (Heintz, 1970) y Coupet (Heintz, 1970)
- Italia: Montopoli (De Giuli y Heintz, 1974)
- Kazajstan: Podpusk-Lebyazh'e (Vislobokova, 1996)
- Grecia: Gerakarou (Kostopoulos & Koufos, 1994; Kostopoulos & Athanassiou, 2005), Sésklo (Athanassiou, 1996; Kostopoulos & Athanassiou, 2005) y Vólax (Kostopoulos, 1998; Kostopoulos & Athanassiou, 2005)
- Alemania: Erpfinger Höhle (Lehman, 1953)

Heintz (1970) determinó que *C. ramosus* sufrió una disminución en el tamaño corporal a lo largo del Villafranquiense, con un acortamiento de los huesos de las extremidades, además de otras variaciones morfológicas en los dientes y en las astas. Basándose en estos cambios, propuso una evolución subespecífica de *C. ramosus*, identificando tres subespecies para los yacimientos franceses. Sin embargo, observó también que los fósiles de los yacimientos españoles de Villarroya (MN16) y La Puebla de Valverde (MN17) seguían una evolución diferente a la de las formas francesas, con una reducción en la talla corporal que no se correspondía con el estadio evolutivo de la dentición y de las astas, y atribuyó esas diferencias a variaciones climáticas. De este modo, Heintz (1970, 1974, 1976) estableció cinco subespecies de *C. ramosus*, que se mantienen hasta la fecha, a las que se suma la definida por Garrido (2008b) para el yacimiento español de Fonelas P-1:

- Villafranquiense inferior (MN16): subespecie de mayor tamaño
 - *C. ramosus ramosus*: Etouaries y Vialette (Francia)
 - *C. ramosus villarroyensis*: Villarroya (España)
- Villafranquiense medio (MN17): subespecie de tamaño intermedio

- *C. ramosus medius*: Saint-Vallier, Pardines y La Roche-Lambert (Francia)
- *C. ramosus pueblensis*: La Puebla de Valverde (España)
- Villafranquiense superior (MNQ18): subespecie de menor tamaño
 - *C. ramosus minor* : Senèze, Coupet y Chilhac (Francia)
 - *C. ramosus fonelensis* n. ssp.: Fonelas P-1 (España)

Nuestra muestra consta de fósiles de *C. ramosus* de los yacimientos de La Puebla de Valverde, Saint-Vallier y Villarroja, entre los cuales se han observado ligeras variaciones morfológicas en algunos huesos del esqueleto postcraneal (Tabla 5.1 y Anexo 4).

Croizetoceros ramosus muestra una morfología muy similar a la que presentan *Axis porcinus*, *Odocoileus virginianus* y *Alces alces*, con los cuales comparte 10 de las 16 adaptaciones osteológicas del autopodio (tabla 5.1). Aunque el ciervo de Virginia presenta el mayor carácter generalista de los tres, en general todas ellas se pueden considerar bastante ubicuas, habitando tanto zonas de bosques como humedales, matorrales y llanuras abiertas. Los resultados muestran asimismo, que *C. ramosus* es una especie que presenta adaptaciones a ambientes abiertos y forestales, así como una tendencia al desplazamiento de tipo galope. Las diferencias subespecíficas entre las formas de *C. ramosus* de mayor tamaño (Vya), y de tamaño medio (LPV y St-Vall) muestran sólo una ligera tendencia de los representantes de La Puebla de Valverde y Saint-Vallier hacia ambientes más pedregosos que Villarroja. Sin embargo, las adaptaciones a los sustratos pedregosos y arenosos presentadas por los ciervos estudiados son escasas, e incluso cuando las presentan, dichos caracteres no implican la ocupación de tales ambientes, por lo que las rechazamos como adaptaciones válidas para los taxones fósiles.

Estas interpretaciones corroboran lo establecido por Rivals & Athanassiou (2008), que apuntan que *Croizetoceros* se comporta como otros ciervos de talla media actuales como *Dama dama* o *Capreolus capreolus*, explotando recursos tanto en zonas forestales como en áreas

abiertas. Valli & Palombo (2008) apoyan esta hipótesis a partir de los fósiles de Saint-Vallier, determinando que se trata de un ciervo de dieta mixta que presenta una gran adaptabilidad al entorno, aunque, según estos autores, no se puede establecer si este comportamiento sería debido a variaciones estacionales de la vegetación, o por el contrario estaría enfocado a evitar la competencia interespecífica.

Croizetoceros se presenta como un ciervo versátil en cuanto a la ocupación de hábitats y dietas, por lo que podemos suponer que también lo sería respecto a la locomoción. Las adaptaciones que presenta muestran un predominio del galope, pero al igual que el corzo, está también muy adaptado a los saltos (*stotting* y galope a saltos), que debido a su tamaño probablemente emplearía en las zonas con una vegetación más densa.

***Metacervoceros rhenanus* (Dubois 1904)**

Especie de la subfamilia Cervinae descrita en el yacimiento holandés de Tegelen bajo la forma *Cervus (Axis) rhenanus* (Garrido, 2008a). De distribución exclusivamente Villafranquiense (Delpech & Guérin, 1996), Croitor (2006) propone que su distribución cada vez más limitada hacia el norte de Europa a lo largo del Villafranquiense pudo deberse a la progresiva aridificación del entorno. *Metacervoceros* es un cérvido de talla media que autores como Van der Made (1996, 1998) o Pfeiffer (1997, 1999b) han relacionado muy estrechamente con el género actual *Dama*, aunque también ha sido relacionado históricamente con formas asiáticas como *Axis* (Dubois, 1904a, b y c; Di Stefano & Petronio, 2000-2002; Croitor, 2006), *Rusa* (Kunst, 1937), *Cervus elaphus hippelaphus* (Viret, 1954) o *Cervus (Sika) nippon* (Heintz, 1970). Autores como Azzaroli (1992) y Di Stefano & Petronio (1998) han creado incluso géneros nuevos (*Pseudodama* y *Euraxis*, respectivamente) para algunas de estas especies, aunque Croitor (2006) apunta que estos grupos son artificiales al estar definidos en función de la morfología del esqueleto postcraneal, lo que únicamente sugiere características ecológicas comunes tales como tipo de locomoción, hábitat o talla corporal.

Presenta una amplia distribución geográfica en Europa, muy similar a la presentada por *Croizetoceros ramosus*:

- España: La Puebla de Valverde (Heintz, 1970), Huélagó-C (Azanza & Morales, 1989), Fonelas SCC-1 (Arribas et al., 2004a), Fonelas P-1 (Garrido, 2008b) y posible presencia en Casablanca I (Soto & Morales, 1985)
- Francia: Senèze (Schaub, 1941), Nogaret (Brugal et al., 1990), Saint-Vallier (Heintz, 1970), Chilhac (Schaub, 1943; Beden, 1970; Heintz, 1970; Boeuf, 1983), Ceyssaguet (Croitor & Bonifay, 2001; Kaiser & Croitor, 2004), Pardines (Heintz, 1970), Peyrolles (Bout & Azzaroli, 1952), Coupet (Heintz, 1970) y Blassac-La-Girondie (Boeuf et al., 1992)
- Bélgica: La Campine (Germonpré, 1983)
- Bulgaria: Varshets (Spassov, 2000)
- Grecia: Dafneró (Kostopoulos & Koufos, 1994; Kostopoulos & Athanassiou, 2005), Sésκλο (Athanassiou, 1996; Kostopoulos & Athanassiou, 2005) Gerakarou y Vólax (Kostopoulos 1996, 1998; Kostopoulos & Athanassiou, 2005)
- Holanda: Tegelen (Dubois, 1904, 1905; Kortenbout van der Sluys & Zagwijn, 1962; Spaan, 1992)

Se han descrito diferentes subespecies, todas propias de la región occidental de Eurasia, principalmente en función de la talla (Valli, 2004a): *Metacervoceros rhenanus phillisi* y *Metacervoceros rhenanus valliensis*, a comienzos de la MN17, que son reemplazadas por *Metacervoceros rhenanus rhenanus* y *Metacervoceros rhenanus perolensis* durante el Villafranquiense final (Garrido, 2008a).

Los huesos fósiles de *Metacervoceros rhenanus* pertenecientes a las localidades estudiadas son muy escasos en las colecciones consultadas (únicamente 21 primeras falanges provenientes del yacimiento de Saint-

Vallier). Con el fin de determinar los aspectos autoecológicos de este taxón, necesarios para realizar las inferencias ambientales y de locomoción en las localidades analizadas, hemos recurrido al estudio del abundante material de esta especie presente en el yacimiento de Senèze (localidad de referencia para la MNQ18, Villafrankiense superior, Francia). Puesto que no hemos encontrado diferencias entre las primeras falanges de las formas de Saint-Vallier y de Senèze (ver anexo 4), y las diferencias intraespecíficas en la morfología del autopodio entre las poblaciones de otros Cervini, tanto actuales como fósiles (*Croizetoceros* y *Eucladoceros*), son irrelevantes, consideramos que esta especie tampoco presentará una variabilidad intraespecífica importante.

M. rhenanus presenta una configuración de las variables morfológicas más significativas casi idéntica a la de *Alces alces*, y muy similar a *Elaphurus davidianus* y *Rucervus duvaucelii* (tabla 5.1), taxones todos ellos que comparten la ocupación de humedales. *Metacervoceros* es de hecho el único ciervo fósil que muestra la adaptación del metacarpo III-IV (carácter #16) a este tipo de ambientes, por lo que es bastante probable que presentara una tendencia marcada a habitar en zonas donde el sustrato estuviera encharcado periódicamente o incluso con láminas de agua permanentes, como el alce actual, que es un habilidoso nadador. El resto de adaptaciones mostradas por este ciervo lo sitúan preferentemente en ambientes forestales similares a los ocupados por el alce, aunque más densos a nivel del suelo, con poca tendencia a la ocupación de zonas más abiertas. Valli & Palombo (2008) determinan que la población de Saint-Vallier presentaría una dieta principalmente ramoneadora, lo que concuerda con los ambientes densos que proponemos para esta especie. Croitor (2006), también en función del desgaste dental, apunta igualmente que esta especie habitaría en ambientes forestales densos y áreas con hierbas altas cerca del agua.

En cuanto al tipo de locomoción, este taxón presenta adaptaciones que se relacionan muy estrechamente con el galope. Sin embargo, si

consideramos el grueso de las adaptaciones mostradas por los huesos del autopodio (todos los resultados significativos con $p \leq 0,050$), las locomociones de tipo zigzag y galope a saltos se destacan junto con el galope. De este modo, *Metacervoceros* se movería más probablemente al modo de los actuales representantes de *Rusa*, que de *Axis* y *Cervus*, géneros todos ellos con los cuales ha sido relacionado, sobre todo, en función de la talla y la morfología craneal (Dubois, 1904a, b y c; Kunst, 1937; Viret, 1954; Croitor, 2006). El número de especies que presentan estos dos tipos de desplazamiento a la vez es escaso, además de ser bastante generalistas en cuanto al medio que ocupan, como *Odocoileus*, *Capreolus* y *Cervus nippon*. Puesto que, en función de sus adaptaciones osteológicas, pensamos que *Metacervoceros* no es ambientalmente tan versátil como estas formas, optamos por una locomoción preferente de tipo galope a saltos, típica de ambientes densos, aunque el galope sería el método utilizado en los terrenos más abiertos.

***Eucladoceros senezensis* (Deperet, 1910)**

Eucladoceros es un cérvido, perteneciente a la subfamilia Cervinae, de talla grande del cuál no se conocen representantes actuales, pues se extingue hacia finales del Pleistoceno inferior (Garrido, 2008a). *Eucladoceros senezensis* es descrito en el yacimiento francés de Senèze y presenta una distribución geográfica durante el Villafranchiense similar a la de los otros dos ciervos típicos del Villafranchiense medio y superior, aunque más restringida:

- | | |
|-----------|---|
| España: | La Puebla de Valverde (Azanza et al., 1989; Alberdi et al., 1997b, 2001) y probablemente en El Rincón-1 (Alberdi et al., 1997a) y en Huélagu (Alberdi et al., 1989) |
| Francia: | Saint-Vallier (Viret, 1954; Heintz, 1970), Senèze (Heintz, 1970) y Perrier-Roccaneyra (Heintz, 1968) y probablemente en Vialette (Lacombat et al., 2008) |
| Bulgaria: | Varshets (Spasov, 2000) y Slivnitsa (Spasov, 2000) |

Grecia: Krimni (Koufos and Kostopoulos, 1997), Dafneró, Vólax y Gerakarou (Koufos, 2001)

Azzaroli et al., (1998) proponen la entrada del género *Eucladoceros* en Europa occidental desde Asia en el evento de dispersión faunística *Equus-Elephant* (2.5 Ma). No obstante, los últimos estudios de Lacomat et al. (2008) sitúan a este género (*cf. Eucladoceros*), aunque con cierta incertidumbre, en el yacimiento francés de Viallette (3.14 Ma, MN16), lo que le convertiría uno de los representantes más antiguos del género *Eucladoceros* en Europa.

Se ha incluido en el análisis el estudio de algunos huesos de *Eucladoceros senezensis* de Senèze, ya que carecemos de datos para la tercera falange entre los yacimientos estudiados, y las diferencias intraespecíficas encontradas entre las poblaciones de estas localidades son mínimas (ver anexo 4).

Eucladoceros senezensis presenta, al igual que *M. rhenanus*, unas adaptaciones muy similares a *Alces alces*, *Elaphurus davidianus* y *Rucervus duvaucelii*, todos taxones propios de humedales, por lo que también es bastante probable que habitara en este tipo de ambientes. *E. senezensis* muestra además las mismas adaptaciones a bosque denso, sustratos limpios y galope que *Metacervoceros*. Este conjunto de datos situaría a ambas especies en un entorno muy similar. Presenta asimismo una gran semejanza morfológica con *Axis porcinus* y *Odocoileus virginianus*, especies más ubicuas, lo que hace suponer que podría mostrar cierta capacidad para ocupar ambientes algo más abiertos. Valli & Palombo (2005) proponen que *Eucladoceros* de Saint-Vallier presentaría una dieta folívora, similar a la del wapití (*Cervus elaphus*), aunque con una mayor ingesta de hojas, brotes y cortezas, por lo que también habitaría en zonas más boscosas (o al menos más cerradas) que este último. También establecen que las diferentes dietas entre esta especie y otros herbívoros de tamaño similar, como *Leptobos* o *Equus stenonis*, les habría llevado a ocupar

diferentes nichos ecológicos, por lo que no habría existido competencia directa entre ellos. Sin embargo, de manera similar a como ocurre con *M. rhenanus*, Kaiser & Croitor (2004) infieren un ambiente más abierto para *Eucladoceros* de Ceyssaguet (*E. ctenoides* = *E. senezensis*, Villafrankiense superior, Francia), incluso más que para *Metacervoceros*, lo que también evitaría la competencia interespecífica. Estos autores encuentran además un par de caracteres morfológicos en la epífisis proximal del fémur de esta especie que indica habilidades cursoriales y su presencia en paisajes abiertos (según Sokolov et al. 1964; Kappelman 1991; Kostopoulos 2000). El primero de ellos se refiere a la morfología de la cabeza del fémur (larga y medialmente prominente), mientras que el segundo hace referencia a la forma del trocánter menor (menos redondeado y prominente que en *Praemegaceros obscurus*). Aunque finalmente no incluido en este trabajo, entre el material fósil examinado se encuentra la epífisis proximal de un fémur de *E. senezensis* de La Puebla de Valverde (Pue4263). Este material revela una morfología de la cabeza del fémur ligeramente diferente de la determinada por Kaiser & Croitor (2004) para *Eucladoceros* de Ceyssaguet (Fig. 82). Su configuración es similar a la de *Rucervus duvaucelii*, *Axis porcinus* o *Elaphurus davidianus*, especies que, aunque presentan el galope como tipo de locomoción predominante, ocupan diferentes ambientes. No obstante, su morfología es también muy similar a la presentada por *Odocoileus virginianus* o *Tragelaphus scriptus*, especies más generalistas que las anteriores, tanto en ambientes como en modos de locomoción. No obstante, a falta de un análisis exhaustivo de este hueso y del estudio del material de Ceyssaguet, no podemos rechazar las adaptaciones ecológicas y etológicas propuestas por Kaiser & Croitor (2004), si bien es cierto que la determinación de tan sólo un par de caracteres no es suficiente para establecer este tipo de relaciones de un modo fiable a nivel de especie.

La locomoción característica de esta especie presenta muchas analogías con *M. rhenanus*. Al igual que éste, *E. senezensis* muestra adaptaciones estrechamente relacionadas con el galope, pero el total de

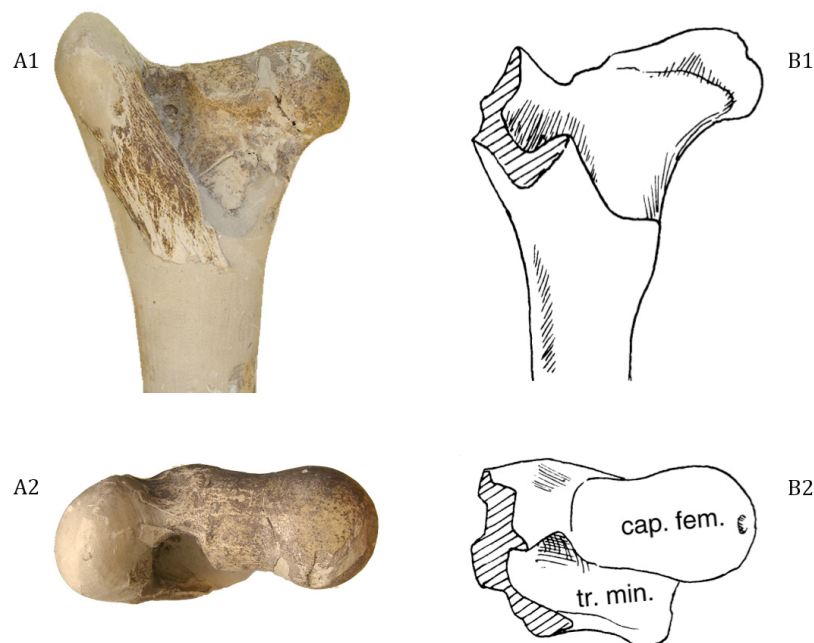


Fig. 82. Fémures de *Eucladoceros senezensis* (= *Eucladoceros ctenoides*). A) Ejemplar de La Puebla de Valverde (Pue 4263) parcialmente reconstruido; A1) vista posterior; A2) vista proximal. B) Ejemplar de Ceyssaguet; B1) vista posterior; B2) vista proximal (tomado de Kaiser & Croitor, 2004).

Fig. 82. Femurs of *Eucladoceros senezensis* (= *Eucladoceros ctenoides*). A) Specimen from La Puebla de Valverde (Pue 4263) partially reconstructed; A1) posterior view; A2) proximal view. B) Specimen from Ceyssaguet; B1) posterior view; B2) proximal view.

adaptaciones del autopodio (considerando todos los resultados significativos, $p \leq 0,050$) apuntan hacia una locomoción de tipo zigzag y, en menor grado, de galope a saltos. Por tanto, interpretamos que el desplazamiento de esta especie sería de galope a saltos y zigzag en las zonas más densas, mientras que el galope constituiría el movimiento preferente en los espacios más abiertos.

Arvernoceros ardei/Cervus perrieri

Entre el material fósil del yacimiento de Villarroja estudiado en el Musée des Confluences (MNHL, Lyon, Francia), se han identificado un metacarpo III-IV y un metatarso III-IV de un ciervo, de dimensiones parecidas a *E. senezensis*, pero sin asignación taxonómica. De acuerdo con Heintz (1970), las dos especies de gran talla citadas en Villarroja,

Arvernoceros ardei y *Cervus perrieri*, muestran esqueletos postcraneales idénticos. El metacarpiano de Villarroya presenta mayor índice de robustez (Anexo 4) que cualquiera de los otros ciervos fósiles estudiados para este trabajo, y muestra una morfología más parecidas a *M. rhenanus* que al resto. El metatarso (Fig. 83), por el contrario, es ligeramente más grácil que los de *E. senezensis* de La Puebla de Valverde, aunque más robusto que los de Saint-Vallier, y su morfología presenta mayor semejanza con *Eucladoceros* que con *Croizetoceros* o *Metacervoceros* (tabla 5.1). Sin embargo, aunque no podemos determinar a qué especie



Fig. 83. Metatarso III-IV (Vya-110) de *Arvernoceros ardei*/ *Cervus perrieri* de la localidad de Villarroya. A) vista anterior; B) vista posterior; C) vista medial; D) vista lateral; E) vista proximal; F) vista distal.

Fig. 83. Metatarsal III-IV (Vya-110) of Arvernoceros ardei/ Cervus perrieri from Villarroya site. A) anterior view; B) posterior view; C) medial view; D) lateral view; E) proximal view; F) distal view.

pertenecen, las adaptaciones que presentan son muy interesantes para la reconstrucción paleoecológica de esta localidad. El análisis de estos huesos nos muestra una tendencia marcada hacia la ocupación de ambientes forestales densos y humedales y, en menor medida, de llanuras herbáceas. Las adaptaciones locomotrices muestran un desplazamiento de tipo galope, galope a saltos y zigzag. Sin embargo, aunque es probable, no podemos asegurar que ambos huesos pertenezcan a la misma especie. Como se ha visto en reiteradas ocasiones, el metatarso III-IV ha demostrado ser el mejor indicador ambiental entre los huesos del autopodio. Basándonos por tanto en nuestros resultados a partir de este hueso podemos sugerir (aunque con ciertas reservas debido al escaso material) un ambiente forestal denso con un curso de agua importante cercano, aunque las adaptaciones que presenta a las llanuras herbáceas y al galope podrían situarle ocasionalmente en ambientes más abiertos. Este paisaje es equivalente al que presentarían formas más modernas, como *Eucladoceros senezensis* o *Metacervoceros rhenanus*.

5.3.2. La familia Bovidae

Las faunas de bóvidos en el Villafranquiense europeo están caracterizadas por: I) un predominio de los Antilopini, con los últimos representantes de esta tribu en el Villafranquiense superior; II) la aparición de bovinos modernos, con el género *Leptobos* y III) la reaparición de los representantes de la subfamilia Caprinae (Andrés, 2011). Los principales cambios ocurridos en la estructura de esta familia tuvieron lugar durante la transición plio-pleistocena, cuando el grupo se hizo más abundante y se diversificó ecológicamente (Masini et al., 2012).

En la Península Ibérica los antilopinos (caracterizados principalmente por los géneros *Gazella* y *Gazellospira*) y los bovinos (género *Leptobos*) están ampliamente representados. Por el contrario, los caprinos son escasos y poco conocidos durante el Villafranquiense, por lo que su asignación tanto específica como a nivel de tribu es bastante controvertida. *Gallogoral* fue citado en La Puebla de Valverde por

Crusafont et al. (1964), pero el primer estudio sistemático de esta especie ha sido llevado a cabo recientemente por Andrés (2011). Esta autora pone además de manifiesto que las diferencias morfológicas y biométricas entre otros dos caprinos cuya asignación taxonómica ha sido algo controvertida, *Hesperidoceras merlae* y *Pliotragus ardeus*, son lo suficientemente significativas como para ser considerados dos taxones distintos.

Como en la mayoría de los mamíferos actuales, el dimorfismo sexual en los bóvidos es un hecho muy frecuente, con machos por lo general más grandes que las hembras como consecuencia de una fuerte competencia sexual intraespecífica. Guérin (1965), Andrés et al. (2009) y Andrés (2011) han encontrado dimorfismo sexual en la talla de *Gazellospira torticornis*, *Gallogoral meneghinii*, *Hesperidoceras merlae*, siendo este especialmente marcado en las especies del género *Leptobos*. El único taxón entre los estudiados en esta tesis que no ha mostrado dimorfismo en tamaño es la *Gazella borbonica*, aunque Gautier & Heintz (1974) y Heintz (1975) apuntan diferencias en los apéndices craneales entre los machos y las hembras de esta especie. *Gazella borbonica* presenta un tamaño pequeño, similar al de la actual *Gazella dorcas*, que sí presenta sin embargo dimorfismo en la talla, en la morfología del cráneo, del atlas y de la pelvis (Andrés et al., 2008).

Al igual que ocurre con los ciervos, los bóvidos han sufrido una constante revisión tanto de sus relaciones filogenéticas como de sus asignaciones taxonómicas. Las especies consideradas en este trabajo han sido recientemente analizadas por Andrés (2011), en cuya clasificación taxonómica nos basamos. Los datos ecomorfológicos de las especies de bóvidos actuales y los inferidos para las especies fósiles pueden verse en la tabla 5.2. Otros caracteres con una significación menor se muestran en el anexo 4.

species. Red square: species that present the ecological variable but not the adaptation. Black X: species that present both ecological variable and adaptation. Red X: species that present the adaptation but not the ecological variable.

***Gazella borbonica* Depéret, 1884**

El género *Gazella* aparece durante el Mioceno Superior y se distribuye hasta la actualidad. La especie que nos ocupa, *Gazella borbónica*, aparece ya en el Rusciniense (Heintz, 1975; Aguirre & Morales, 1990; Kostopoulos & Athanassiou, 1997) y se extiende hasta el Pleistoceno inferior (Morales, 2003). Definida en el yacimiento de Perrier-Etouaires (MN16, Francia), se trata de una especie de antílope de pequeña talla. Numerosos autores han establecido la semejanza en morfología y/o talla del esqueleto postcraneal de este taxón con el género actual *Gazella*, y más concretamente con *Gazella dorcas* (Heintz, 1971; Heintz & Dubar, 1981; Peters, 1989; Helmer & Rocheteau, 1994; Alberdi et al. 1997; Crégut-Bonnoure & Valli, 2004).

Gazella borbónica es el bóvido más frecuente en las asociaciones faunísticas de las localidades del Plioceno superior español, con un amplio rango de distribución geográfica, desde España hasta Grecia (Alcalá & Morales, 2006).

- | | |
|----------|--|
| España: | La Puebla de Almoradier (Heintz, 1975), Villarroya, Huélagos-1, El Rincón-1 (Alberdi et al., 1997), Fuente Nueva-1, Cortes Baza-1, Fonelas SCC-2 (Arribas et al., 2004); es posible su presencia en Piedrabuena y Moreda (Nieto et al., 1997) y en Las Higueruelas (Alcalá & Morales, 2006) |
| Francia: | La Rochelambert (Chaline & Michaux, 1974; Heintz et al., 1974), Saint-Vidal (Heintz et al., 1974), Perrier-Pardines (Heintz et al., 1974), Perrier-Roccaneyra (Heintz et al., 1974; Duvernois, 1990), Cornillet en Puymoisson (Heintz & Dubar, 1981; Duvernois, 1990), Chagny (Guérin, 1980), Saint-Vallier; es posible en Vialette (Lacombat et al., 2008) y en Perpignan (Viret, 1954) |

- Italia: Montopoli y Valle Catenacio (De Giuli & Heintz, 1974a, b; Palombo et al., 2003)
- Grecia: Sésκλο (Heintz et al., 1974; Heintz, 1975; Heintz & Dubar, 1981; Duvernois & Guérin, 1989; Athanassiou, 1996; 1998; 2001; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996; Kostopoulos y Athanassiou, 1997), Megalo Emvolo-1 (Heintz et al., 1974; Heintz, 1975; Heintz & Dubar, 1981; Duvernois & Guérin, 1989; Crégut-Bonnoure & Guérin, 1996; Kostopoulos & Athanassiou, 1997; Athanassiou, 1998; de Vos et al., 2002) y es posible su presencia en Vaterá (de Vos et al., 2002)
- Reino Unido: posible presencia en Norwich Crag (Mayet & Roman, 1923; Hooijer, 1945)

Andrés (2011) observa algunas diferencias morfológicas en el bassiocipital del cráneo entre las poblaciones de *G. borbonica* de La Puebla de Valverde y de Saint-Vallier. Sin embargo, entre los huesos del esqueleto postcraneal analizados en este trabajo no hemos encontrado ninguna diferencia morfológica, presentando ambas formas los mismos estadios de carácter para las variables estudiadas (Anexo 4). Las adaptaciones osteológicas que presenta son prácticamente idénticas a la de gran parte de los antilopinos (tabla 5.2), sobre todo a las gacelas más pequeñas, *Gazella cuvieri* y *Gazella dorcas* (con la que ha sido comparada por otros autores como se ha visto anteriormente). *G. dorcas* ocupa actualmente territorios de sabana, semidesierto y desierto del tercio norte de África y Arabia occidental. *G. cuvieri*, sin embargo, presenta una distribución más restringida, asociada a elevaciones por encima de los 2.600 metros en el Atlas. Aunque la asociación entre las gacelas y los ambientes de sabana-desierto está muy extendida, lo cierto es que casi la mitad de las especies de este género (*G. cuvieri*, *G. gazella*, *G. subgutturosa* y *G. bennetti*) son endémicas, o se dan, en altitudes elevadas de África y Asia, aunque generalmente evitan las pendientes escarpadas, prefiriendo las planicies y valles asociados a ellas. Puesto que *G. borbonica* presenta afinidad tanto

con las especies de ambientes más desérticos (*G. dorcas* y *Nanger dama*), como con aquellas de áreas más montañosas (*G. cuvieri* y *G. bennetti*), podemos situarla en llanuras abiertas y áridas, con sustratos arenosos y/o pedregosos, pero podría también ocupar las laderas poco escarpadas y valles de montañas adyacentes a estos ambientes en función, por ejemplo, de la estacionalidad.

El tipo de desplazamiento de la *G. borbonica* parece menos controvertido ya que, tanto las adaptaciones que presenta, como los hábitos de todas las gacelas actuales (géneros *Gazella*, *Nanger* y *Eudorcas*) hacen suponer una locomoción de tipo galope+stotting.

***Gazellospira torticornis* (Aymard, 1854)**

Gazellospira torticornis es un antílope de talla media que presenta núcleos óseos espiralados. Los primeros fósiles de esta especie aparecen en el yacimiento de Le Coupet (Villafranchiense superior) (Aymard, 1854), pero no es definida hasta 1939 a partir de restos de las localidades francesas de Pardines, Roccaneyra y Senèze (Pilgrim & Schaub, 1939).

Se trata de uno de los bóvidos mejor representados en el Villafranchiense europeo, con una distribución geográfica muy amplia, abarcando desde España hasta China. Las localidades en las que se ha reconocido esta especie son:

- España: Villarroya (Carvajal, 1928; Villalta, 1952; Heintz, 1966), Huélagos (Azanza & Morales, 1989), Fonelas SCC-1 y Fonelas P-1 (Arribas et al., 2004), La Puebla de Valverde (Gautier & Heintz, 1974) y Casablanca I (Soto & Morales, 1985)
- Francia: Perrier-Roccaneyra (Stehlin, 1904), Perrier-Pardines (Pilgrim & Schaub, 1939), Saint-Vallier (Heintz, 1966), Le Coupet (Aymard, 1854), Chillac (Boeuf, 1983) y Senèze (Schaub, 1923); posible presencia en Vialette (Duvernois & Guérin, 1989), Vals-Le Crozas (Bout, 1960) y Cornillet (Heintz & Dubar, 1981)

- Italia: Montopoli (Pilgrim & Schaub, 1939), Costa San Giacomo (Cassoli & Segre, 1994), Olivola (Pilgrim & Schaub, 1939) y Tasso (Caloi et al., 1986)
- Grecia: Sésκλο (Symeonidis, 1992; Athanassiou, 2005), Vólax (Sickenberg, 1968; Kostopoulos & Koufos, 1994; Kostopoulos 1996, 1997), Halykés (Athanassiou, 1996; Koufos, 2001) Vaterá (de Vos et al., 2002), Pyrgos (Koufos, 2001; Kostopoulos et al., 2002), Dafneró, Krimni I y posible presencia en Gerakarou (Sickenberg, 1968; Kostopoulos & Koufos, 1994; Kostopoulos, 1996)
- Alemania: Erpfinger Höhle (Lehman, 1953)
- Hungría: Csarnota, Villany 3 y Beremend (Schaub, 1932)
- Rumanía: Valea Graunceilunii (Radulescu et al., 2003; Radulescu, 2005)
- Bulgaria: Varshets (Spasov & Crégut-Bonnouire, 1999; Spasov, 2005) y Slivnitsa (Spasov & Crégut-Bonnouire, 1999)
- Turquía: Sakirol tepe (Kostopoulos & Sen, 1999), Merzifon-Kamisli (Sickenberg, 1974) y posible presencia en Çalta (Bouvrain, 1998) y en Akçaköy (Sickenberg et al., 1975; Bouvrain, 1998).
- Rusia: Liventzovka (Baigusheva, 1971; Vislobokova et al., 1993)
- China: Shansi (Teilhard & Trassaert, 1938)

Presenta una fuerte heterogeneidad, tanto en la anatomía de los elementos dentarios como en la talla, lo que ha llevado a diferentes investigadores a considerar dos hipótesis. La primera es la existencia de un clino temporal, con una única especie que experimentó una disminución en la talla a lo largo del Villafranchiense (Heintz, 1966). La otra alternativa, más reciente, plantea la existencia de más de un taxón

durante el Plioceno europeo (Kostopoulos, 1997; Spassov & Crégut-Bonnoure, 1999; Arribas et al., 2004). Aunque la primera idea ha sido sugerida también por Athanassiou (2005) y Garrido (2008c) en función de las diferencias biométricas observadas en los metápodos de esta especie, el trabajo de Andrés et al. (2009) pone por primera vez de manifiesto dichas diferencias con una base estadística, apoyando la idea del clino temporal propuesta por Heintz (1966).

Gazellospira torticornis presenta, al igual que *G. borbonica* y el resto de las gacelas actuales (incluyendo el género *Nanger*), numerosas adaptaciones a ambientes áridos, sustratos arenosos y pedregosos (tabla 5.2). También, de la misma manera que las formas actuales, presenta diferentes morfologías propias de los bosques densos. Sin embargo, como se puede observar en la tabla 5.2, la mayor parte de los antilopinos estudiados (excepto *Madoqua kirki*, un pequeño bóvido africano) no habita en esos ambientes aunque presente la adaptación para ello, por lo que consideramos que *Gazellospira* se comportaría más al estilo de las gacelas.

Guérin (1965) apunta que *Gazellospira* es un antílope algo generalista, al estilo de la *Gazella subgutturosa*, a la que no considera como una “auténtica” gacela, sobre todo debido a su tamaño y robustez considerables. Dicha ubicuidad es también observada por Rivals & Athanassiou (2008) al estudiar la *G. torticornis* de Sésklo, indicando que esta especie presenta patrones de desgaste en los dientes propios de herbívoros de dieta mixta y pacedores, a partir del estudio del mesodesgaste y el microdesgaste respectivamente. Esta aparente incongruencia en los hábitos alimentarios ha sido interpretada como diferencias entre el régimen alimentario general del individuo y los últimos alimentos ingeridos (Fortelius & Solounias, 2000; Solounias & Semprebon, 2002), lo que podría corresponder a una variabilidad regional o estacional en el tipo de vegetación consumida. Mendelsson et al. (1995) han señalado que su dieta sería similar a la de la actual *Gazella gazella*, la cuál se alimenta de pastos frescos durante el invierno y de hojas, ramas y

vainas durante el verano, cuando la vegetación verde escasea. Podemos inferir por tanto que se trata de una especie generalista, con cierta flexibilidad en la ocupación de territorios, pero una tendencia hacia ambientes de llanura con árboles y arbustos irregularmente distribuidos, así como zonas arenosas y/o pedregosas.

Respecto a la locomoción proponemos, como en el caso de *Gazella borbonica*, un modo de desplazamiento predominantemente de tipo galope y *stotting* en función de sus adaptaciones y de las analogías que presenta con las gacelas actuales.

***Leptobos elatus* Croizet (Pomel, 1853)**

En el género *Leptobos* se incluyen los bovinos villafranquienses de talla grande, pero de proporciones más esbeltas que los toros y bisontes actuales (géneros *Bos* y *Bison*) (Crégut-Bonnoure & Valli, 2004). De origen asiático, este gran bóvido se dispersa hacia Europa occidental durante el Plioceno superior, donde reemplaza a los representantes del género *Parabos* y *Alephis*. La taxonomía y las relaciones filogenéticas de *Leptobos* han sido y continúan siendo muy discutidas (Duvernois & Guérin, 1989; Masini, 1989; Duvernois, 1990, 1992; Geraads, 1992; Garrido, 2008b, Andrés, 2011). Algunos autores distinguen dos subgéneros, *Leptobos* (*Leptobos*) Duvernois, 1990 y *Leptobos* (*Smertiobos*) Duvernois, 1990, así como numerosas subespecies: *L. (Leptobos) elatus*, *L. stenometopon*, *L. merlai*, *L. (Leptobos) furtivus*, *L. (Smertiobos) bravardi*, *L. (Smertiobos) etruscus*, *L. vallisarni*. Sin embargo, Arribas & Garrido (2003), Garrido (2006, 2008d) y Andrés (2011) han puesto recientemente de manifiesto que, tanto las diferencias de talla encontradas, como muchos de los rasgos diagnósticos definidos entre algunas de estas subespecies por Duvernois (1990), corresponden a la existencia de un marcado dimorfismo sexual. Según estos autores, las formas más pequeñas y gráciles corresponderían a las hembras, y las más grandes y robustas a los machos, como ocurre frecuentemente entre los actuales Bovini. De este modo, se ha establecido la sinonimia entre *L. (Leptobos) furtivus* y *L. (Smertiobos) etruscus*,

prevaleciendo esta última por antigüedad (Garrido, 2008d). De la misma manera, las dos subespecies de *Leptobos elatus* reconocidas por Duvernois (1990), *Leptobos elatus elatus* Croizet (Pomel, 1853) y *Leptobos elatus merlai* De Giuli, 1986, carecen de validez (Andrés, 2011), por lo que serán tratadas en este trabajo como una única especie.

Leptobos elatus es descrita por Depéret (1884) en el yacimiento francés de Etouaires, y se distribuye a lo largo de todo el Villafranquiense (Duvernois, 1990; Crégut-Bonnoure & Valli, 2004). Presenta una distribución biogeográfica bastante más restringida que otras especies de bóvidos villafranquienses, habiéndose documentado su presencia tan sólo en algunos yacimientos de España, Francia e Italia:

- España: Villarroya (Villalta, 1952) y es posible en Huélagu-C (Azanza y Morales, 1989)
- Francia: Etouaires (Croizet & Jobert, 1928), Saint-Vallier (Viret, 1954; Heintz, 1970; Heintz et al., 1974) y Roccaneyra (Depéret et al., 1923; Heintz, 1970; Heintz et al., 1974; Duvernois, 1990; Valli, 2001; Crégut-Bonnoure & Valli, 2004)
- Italia: Castel Viscardo (Rütimeyer, 1875; Merla, 1949; Duvernois, 1990), Dusino (Rütimeyer, 1865, 1866-1867, 1877-1878; Merla, 1949; Duvernois, 1990), Montopoli del Valdarno inferior (Merla, 1949; De Giuli y Heintz, 1974a, 1974b)

Las adaptaciones presentadas por los individuos de las dos localidades estudiadas (Villarroya y Saint-Vallier), tanto al medio como a la locomoción, son muy similares, aunque se observa una tendencia de la forma de Saint-Vallier hacia ambientes ligeramente más densos (tabla 5.2). Estas adaptaciones son las mismas que las presentadas por la gacela dama (*Nanger dama*), y muy similares a las de otras gacelas (*G. bennetti*, *G. cuvieri* y *G. dorcas*) para los huesos de Villarroya, mientras que la muestra de Saint-Vallier presenta una morfología más parecida a *Saiga tatarica*, *Antidorcas marsupialis* y *Addax nasomaculatus*. Todas ellas son

características de llanuras abiertas y áridas, con sustratos arenosos y pedregosos, y con zonas en las que los matorrales constituyen una parte importante del paisaje. Ambas formas presentan también muchas semejanzas morfológicas respecto al generuk (*Litocranius walleri*). Aunque este último es una especie un tanto peculiar, por sus extremidades y su cuello extremadamente largos y finos, y su costumbre de alimentarse de las partes altas de arbustos arbóreos apoyado únicamente sobre sus cuartos traseros, está indiscutiblemente bien adaptado a ambientes arbustivos semiáridos. Podemos considerar, por tanto, ambas subespecies representativas de paisajes de llanuras herbáceas, con parches de matorrales y con zonas arenosas y pedregosas cercanas, aunque no están tan adaptadas a estos sustratos como otros bóvidos. No obstante, estimamos que la forma de Saint-Vallier podría ocupar ambientes relativamente más forestales, al contrario que Palombo (2007), que considera que habitaría únicamente ambientes abiertos o escasamente arbolados.

En cuanto al tipo de locomoción, *Leptobos elatus* presenta adaptaciones al galope (ligeramente más evidente en la población de Villarroya que en la de Saint-Vallier). Además, es probable que tuviera la capacidad de realizar potentes saltos, a la manera de algunos grandes bovinos actuales de ambientes abiertos, como *Taurotragus oryx* o *Bison bonasus*, lo que también se ve apoyado por su gran semejanza morfológica con la subfamilia Antilopinae, cuyos miembros son expertos saltadores. Como se ha mencionado anteriormente, *Leptobos* presenta gran tamaño, pero también más gracilidad que los toros y bisontes modernos (Crégut-Bonnoure & Valli, 2004; Garrido, 2008a).

***Gallogoral meneghinii* (Rütimeyer, 1878)**

Gallogoral meneghinii es un caprino de talla media-grande. Descrito por Guérin (1965) en el yacimiento francés de Senèze, Duvernois & Guérin (1989) dan posteriormente una diagnosis diferencial de esta especie. Su posición dentro de la subfamilia Caprinae parece clara, pero su asignación

a un nivel de tribu (Rupicaprini o Naemorhedini), no es unánime por el momento (Fernández & Crégut-Bonnoure, 2007). *Gallogoral* ha sido relacionado con los géneros actuales *Naemorhedus* (Hamilton Smith, 1827) y *Capricornis* Ogiby, 1837 (Guérin, 1965) además de ser propuesto por Alcover (1976) como antecesor de *Myotragus* Bate, 1909.

Presente en el Villafranquiense medio y superior de Europa occidental (Crégut-Bonnoure & Valli, 2004), suele ser escaso en los yacimientos en los que se registra, a excepción de Senèze.

España:	La Puebla de Valverde (Crusafont et al., 1964)
Francia:	Saint-Vallier, Chilhac 2 y Senèze (Heintz, 1964; Palombo & Valli, 2003-2004)
Italia:	Costa San Giacomo, Valdarno superior 1 “Argille di figline beds” y Olivola F.U. (Palombo et al., 2003)
Grecia:	Vólax (Sickenberg, 1968; Kostopoulos & Koufos, 1994; Kostopoulos 1996, 1997), y posible presencia en Dafneró (Koufos, 2001) y Sésκλο (Athanassiou, 2005)
Bulgaria:	Slivnitsa (Spasov, 2005)

Gallogoral meneghinii, al igual que *Leptobos*, presenta una morfología más parecida a la de los antilopinos (*G. cuvieri*, *G. dorcas*, *Aepyceros melampus* y *Saiga tatarica*) que a los caprinos estudiados (tabla 5.2). Sin embargo, la carencia de datos de ciertos caracteres muy significativos ($p \leq 0,001$) nos empuja a analizar todas las adaptaciones presentadas por los huesos del autopodio que han resultado significativas ($p \leq 0,050$), si queremos obtener una visión más detallada de la especie. Se han tomado asimismo tres pisiformes de *Gallogoral meneghinii* del yacimiento de Senèze, puesto que son los únicos disponibles entre las colecciones consultadas. En función de estos datos, podemos ver que *Gallogoral* presenta una talla similar y una morfología más parecida al arruí (*Ammotragus lervia*) que a cualquier antilopino. Este caprino habita en áreas montañosas del tercio norte de África, alimentándose en las zonas

de hierbas y matorrales cercanas, aunque acostumbra a buscar refugio durante las horas más calurosas del día en abrigos rocosos o bajo los árboles de bosques claros adyacentes. Guérin (1965) relaciona a *Gallogoral meneghinii* con los actuales gorals (*Naemorhedus*) y serows (*Capricornis*), especies asiáticas que presentan ambientes similares a los descritos. Este autor apunta que la forma villafranquiense presenta diferencias morfológicas en la pelvis y una mayor robustez relativa de los huesos largos y las falanges, que las especies actuales. En función de nuestros resultados proponemos que *Gallogoral meneghinii* habría habitado en ambientes similares a los de estas especies, es decir, terrenos escarpados asociados con bosques claros y llanuras herbáceas o arbustivas.

Asimismo, en función de las adaptaciones mostradas por esta especie, proponemos una locomoción de tipo galope y escalada, similar a la presentada por *Ammotragus*.

***Hesperidoceras merlae* (Villalta & Crusafont, 1953)**

Hesperidoceras merlae es un caprino de talla media que presenta una distribución estratigráfica limitada al Villafranquiense inferior (MN16). Su distribución biogeográfica es asimismo bastante restringida, siendo un taxón endémico de la España peninsular: Villarroya (Villalta & Crusafont, 1953) y Huélagu (Alberdi et al., 1989).

Los fósiles de *Hesperidoceras* son escasos y poco conocidos, pero hemos podido definir algunos de los caracteres morfológicos de los metápodos, el astrágalo y el cubonavicular de esta especie a partir de la descripción y de las fotografías publicadas por Andrés (2011), que constituye el único material postcraneal disponible de Villarroya. Algunos huesos, o partes de ellos, importantes se encuentran parcialmente destruidos, como la epífisis proximal del metatarso III-IV, y los únicos astrágalo y cubonavicular se encuentran en conexión anatómica. A pesar de ello, y basándonos en todos los resultados significativos ($p \leq 0.050$, debido a la escasez de datos de aquellos con $p \leq 0.001$), hemos podido

establecer que esta especie presenta numerosas adaptaciones a ambientes forestales de todo tipo, así como a relieves escarpados y a los sustratos nevados, humedales y llanuras herbáceas asociados a ellos (ver anexo 4 para los estadios de carácter y plantillas ecomorfológicas para cada hueso en el capítulo 4). Inferimos que *Hesperidoceras* habitaría un paisaje escarpado, que podría estar cubierto de nieve estacionalmente, ocupando tanto los terrenos más abiertos como las zonas más arboladas. En estos ambientes, los matorrales pueden llegar a ser importantes, al estilo de los bosques mediterráneos. Este tipo de hábitats es característico de algunas especies de caprinos actuales, como *Budorcas taxicolor*, *Naemorhedus goral*, *Naemorhedus caudatus* o *Capricornis crispus*, taxones todos ellos endémicos de áreas templadas montañosas que pueden ocupar diferentes ambientes en función de la disponibilidad de alimento o de la presencia de depredadores.

Hesperidoceras merlae presenta asimismo numerosas adaptaciones a la escalada entre los huesos estudiados, además de al galope, que sería practicado en los ambientes más abiertos, rasgo compartido por un gran número de miembros de esta subfamilia.

5.4. CONCLUSIONES

En resumen, nuestros resultados nos permiten inferir que *Metacervoceros rhenanus* y *Eucladoceros senezensis* ocuparían ambientes forestales más o menos densos, aunque probablemente harían leves incursiones en zonas de praderas colindantes, siendo *M. rhenanus* algo más típico de zonas pantanosas. Actualmente un buen número de ciervos habitan en este tipo de ambientes, por lo que es frecuente su solapamiento.

Croizetoceros ramosus, sin embargo, presenta un patrón ambiental más generalista, con mayor número de adaptaciones a ambientes abiertos, áridos, arenosos y pedregosos. Puesto que *Croizetoceros* presenta una talla más pequeña que *Metacervoceros*, es probable que estos dos taxones

evitaran la competencia interespecífica ocupando distintos nichos, lo que también ha sido sugerido por Valli (2004b). Este autor ha estudiado las diferencias en los diagramas de edad de los fósiles de *Metacervoceros* y *Croizetoceros* de Saint-Vallier, y propone que pueden ser consecuencia de una depredación de carnívoros con diferentes hábitos de caza y, presumiblemente, diferentes hábitats. *Croizetoceros* ocuparía ambientes más abiertos, donde los animales más débiles serían cazados por guepardos y hienas, mientras que *Metacervoceros* habitaría en terrenos forestales, donde los depredadores al acecho cazarían a los animales por azar, en lugar de por características demográficas (juveniles o viejos). Además, apunta que las astas de *Croizetoceros* son más complejas que las de *Metacervoceros*, lo que interpreta como un factor que podría jugar un papel importante en las relaciones intraespecíficas en ambientes abiertos.

Los bóvidos se muestran por el contrario como especies típicas de entornos áridos y abiertos, siendo *Gazella borbonica* el taxón más adaptado a la aridez y a los sustratos arenosos, seguido por *Gazellospira torticornis*. *Leptobos elatus* se encontraría con mayor frecuencia en las áreas de sustratos más duros, realizando incursiones frecuentes en las zonas claras de las áreas forestales. Por último *Gallogoral meneghinii* y *Hesperidoceras merlae* se encontrarían en zonas de relieves escarpados. Las áreas menos escarpadas de este paisaje podrían ser también ocupadas ocasionalmente por *G. borbonica* y *G. torticornis*.

Estos resultados coinciden en gran medida con lo establecido por autores previos (Dubois, 1904a, b y c; Croitor, 2006; Kunst, 1937; Viret, 1954; Guérin, 1965; Mendelsson et al., 1995; Crégut-Bonnoure & Valli, 2004; Valli, 2004b; Garrido, 2008a; Rivals & Athanassiou, 2008; Valli & Palombo, 2005, 2008). Apoyan además algunas hipótesis planteadas previamente en espera de nuevos argumentos paleoecológicos, como la ocupación diferencial del medio por parte de *C. ramosus* y *M. rhenanus* (Valli, 2004b).

En cuanto a los tipos de locomoción, el galope se presenta como el paso predominante, ya que todas las especies muestran habilidades para ello. Además, estas presentarían *grosso modo* los desplazamientos característicos de los ambientes ocupados: galope a saltos-zigzag en los medios forestales, *stotting* en ambientes abiertos y escalada en las zonas montañosas. Todos estos resultados se encuentran de manera simplificada en la tabla 5.3.

<div> <div>VARIABLE ECOLÓGICA</div> <div>ESPECIE</div> </div>	FAMILIA	SUBFAM.	LOCOMOCIÓN					SUSTRATO							COBERTURA VEGETAL				
			Galope	Zigzag	Galope a saltos	Stotting	Escalada	Nevados	Humedales	Arenosos	Pedregosos	Montañosos	Forestal	Limpio	Bosque Denso	Bosque Claro	Llanura Arbolada	Matorral	Llanura Herbácea
<i>Croizetoceros ramosus</i>	C	Cerv	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Metacervoceros rhenanus</i>	C	Cerv	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Eucladoceros senezensis</i>	C	Cerv	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>A. Ardei / C. Perrieri *</i>	C	Cerv	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Gazella borbonica</i>	B	Ant	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
<i>Gazellospira torticornis</i>	B	Ant	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Leptobos elatus</i>	B	Bov	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Gallogoral meneghini</i>	B	Capri	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1
<i>Hesperidoceras merlae</i>	B	Capri	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1

Tabla 5.3. Inferencias de tipos de locomoción y ambiente para las especies fósiles analizadas. Familia: C = Cervidae; B = Bovidae. Subfamilia: Ant = Antilopinae; Bov = Bovinae; Capri = Caprinae; Cerv = Cervinae. El * indica que tanto la locomoción como el ambiente han sido inferidos a partir del metatarso III-IV.

Table 5.3. Types of locomotion and environment inferred for the studied fossil species. Family: C = Cervidae; B = Bovidae. Subfamily: Ant = Antilopinae; Bov = Bovinae; Capri = Caprinae; Cerv = Cervinae. The * indicates that both locomotion and the environment have been inferred from metatarsal III-IV.

6. RECONSTRUCCIONES AMBIENTALES A PARTIR DE COMUNIDADES DE RUMIANTES



La distribución de los tipos de locomoción, junto con la dieta y la talla corporal, dentro de una comunidad de mamíferos, es uno de los factores más empleados en la construcción del espectro de diversidad ecológica de diferentes tipos de hábitats actuales (Fleming, 1973; Andrews et al., 1979). Un buen número de trabajos de este tipo se ha desarrollado a escala local, ya que la competencia interespecífica, de gran importancia en la ecología de comunidades, parece ser más evidente en el examen de áreas pequeñas (Palmqvist et al., 1996; Rodríguez, 1997; Azanza et al., 2003). Sin embargo, análisis a mayor escala han probado ser claves en la exploración de estructuras a nivel regional y de comunidades continentales a partir de mecanismos evolutivos y biogeográficos más amplios (Van Valkenburgh, 1994; Azanza et al., 2003; Hernández Fernández, 2001; Hernández Fernández & Peláez-Campomanes, 2003; Vislobokova, 2008; Raia, 2010; Ahumada et al., 2011; Gómez Cano et al., 2011).

El estudio de las comunidades de mamíferos permite explorar la existencia de patrones geográficos de biodiversidad a distintas escalas, comprender la dinámica de las comunidades a través del tiempo y sus relaciones ecológicas desde diversos puntos de vista, revelando información muy relevante acerca de teorías de estabilidad de la comunidad, diversidad y evolución (Van Couvering, 1980; Artemiou, 1984; Legendre, 1986; Alberdi et al., 1997b; Janis, 1993; Van Valkenburgh, 1994; Webb, 2000, 2006; Kappelman et al., 2003; Azanza et al., 1999, 2000, 2004; Janis et al., 2004; Prado et al., 2004; Rodríguez et al., 2004; Cardillo et al., 2008; Emerson & Gillespie, 2008).

Aunque se han realizado trabajos en diferentes grupos como carnívoros (Palmqvist et al., 1996) o roedores (Hernández Fernández et al., 2007), Janis (1984a) sugiere que las comunidades fósiles de ungulados son particularmente valiosas a la hora de correlacionar la morfología de este grupo con características propias del hábitat tales como la estructura de la vegetación (Sinclair, 1985; Janis, 2004; Rivals & Athanassiou, 2008, en ungulados; Kaiser & Rössner, 2007; DeMiguel et al., 2008; 2010, 2011; Cantalapiedra, 2011, en rumiantes).

Pese a todo ello, el registro fósil del que disponemos es limitado debido al sesgo tafonómico, lo que dificulta enormemente la reconstrucción de las paleocomunidades tal cual eran. Andrews (1995) afirma que las reconstrucciones paleoecológicas nos permiten hacer inferencias sobre ecosistemas del pasado, empleando lo que conocemos sobre las comunidades fósiles, tomándolas como *proxies*, y considerando que son representativas de las comunidades como un todo. Este es un planteamiento se toma como acertado en todas las ramas de la ciencia moderna. Otro principio, ampliamente aceptado, es el actualismo. Sin embargo, esta herramienta introduce otro problema, ya que no podemos estar completamente seguros de que tanto las comunidades, como los organismos, se comporten exactamente igual a lo largo del tiempo. En la reconstrucción de comunidades el peso del actualismo es tan fuerte que, si los patrones observados en el registro fósil no se ajustan a los resultados esperados, éstos se consideran inviables. Por tanto, debemos tener presente en todo momento que sólo podemos suponer cómo serían las comunidades del pasado y cómo se comportarían las especies presentes en ellas.

6.1. EVOLUCIÓN BIOCLIMÁTICA DURANTE EL VILAFRANQUIENSE

La evolución climática durante el Plio-Pleistoceno se puede ver en la figura 77 (capítulo 5), donde se encuentra la curva climática de Shackleton (1995) basada en los estadios isotópicos marinos.

En Europa occidental, la transición del Rusciniense (MN 15) al Villafranchiense (MN 16) hace unos 3.6 Ma, viene determinada por un cambio climático hacia condiciones templadas, tras el óptimo climático del Plioceno. Dicho cambio genera una estacionalidad térmica, con inviernos fríos, lo que favorece la implantación progresiva del clima y la vegetación mediterránea moderna (Zagwijn, 1960; Méon-Vilain, 1972; Suc, 1984; Fauquette et al, 1998; Azanza et al., 2004; Palombo, 2004; Rodríguez et al., 2004). Esta alteración en las condiciones del medio reduce la masa

forestal existente, provocando la desaparición de muchos mamíferos típicos de bosques densos y húmedos y la aparición de especies típicas de ambientes más abiertos (Kurtén, 1968; Palombo et al., 2003; Fortelius et al., 2006).

Hace aproximadamente 2.6 Ma, al comienzo del cuaternario, se produjo otra serie de cambios climáticos relacionados con la oblicuidad de los ciclos orbitales (Suc et al., 1995; Fauquette et al, 1998; Klotz et al., 2006; Hernández Fernández et al., 2007). Estos propiciaron el establecimiento de los casquetes polares en el hemisferio norte y el comienzo de las glaciaciones, que trajo como consecuencia una estacionalidad aún más marcada en Eurasia occidental, así como condiciones más frías y secas. En la Península Ibérica, el comienzo de las fluctuaciones glacial-interglacial y la expansión de la *Artemisia* marcan el comienzo del Pleistoceno (Jiménez-Moreno et al., 2010). Dicho periodo está caracterizado por la alternancia de bosques característicos del Plioceno terminal y paisajes de tipo estepa característicos del Villafrankiense medio (Fauquette et al, 1998), lo que condujo a la expansión de los grandes herbívoros adaptados a las praderas. No obstante, en el Mediterráneo noroccidental los taxones de bosque siguieron siendo proporcionalmente más abundantes que los de ambientes abiertos durante este periodo (Palombo, 2010). En la Península Ibérica y el Mediterráneo no se aprecia, sin embargo, un cambio sustancial en el patrón de precipitaciones, donde la aridez invernal y el régimen estacional previos existentes se mantienen debido, probablemente, a precipitaciones convectivas subtropicales convencionales y a una capa de hielo ártica no excesivamente desarrollada (Hernández Fernández et al., 2007).

A lo largo del Villafrankiense superior (MNQ 18-19, 1.8-1.1 Ma), se define un nuevo período de alternancia de temperaturas más o menos uniforme, relacionado con el completo desarrollo de las glaciaciones en el Norte, lo que provoca la implantación definitiva del clima mediterráneo actual (Suc, 1995; Hernández Fernández et al., 2007).

6.2. CARACTERIZACIÓN PALEOAMBIENTAL A PARTIR DE LA ANATOMÍA Y LA LOCOMOCIÓN DE LAS FAUNAS DE RUMIANTES FÓSILES

La composición exacta de la comunidad faunística presente en un yacimiento es difícilmente determinable ya que el registro fósil es, por definición, incompleto. Por ello, cuando se trabaja con paleofaunas se suele equiparar el concepto “comunidad” al conjunto de las diferentes especies presentes en un yacimiento.

A continuación presentamos una reconstrucción paleoambiental para algunas localidades de edad Villafranchiense que muestran varias especies de rumiantes en común, cuya autoecología se ha estudiado en el capítulo 5. En una primera fase, se ha llevado a cabo la aplicación de la metodología desarrollada en el capítulo 2 (ver análisis bioclimáticos, apartado 2.6), asignando nuevas localidades (paleocomunidades) a los grupos ambientales definidos a partir los espectros de locomoción propios de cada yacimiento. Los espectros de locomoción calculados para cada yacimiento en función de sus LC se dan junto con el resto de localidades actuales (anexo 4). Dicho método (ver capítulo 5) proporciona las herramientas necesarias para la inferencia de paleoambientes a nivel regional de forma bastante ajustada (Alcalde et al., 2006). Esta aproximación ambiental es complementada, en una segunda fase, por la información ecológica suministrada por la morfología del autopodio de las especies fósiles. De ese modo, intentamos ajustar los resultados obtenidos con el método bioclimático desarrollado, con el fin de inferir tanto el tipo de sustrato como la cobertura vegetal propios de los ambientes locales en las proximidades del yacimiento.

Se trata de dos reconstrucciones complementarias, en cuanto a que la primera informa sobre el macroclima dominante, mientras que la segunda revela datos sobre el microhábitat ocupado por las especies.

6.2.1. Resultados

En función de los resultados obtenidos por el modelo bioclimático (capítulo 2) creado a partir de los biomas actuales y su combinación, podemos establecer que la fauna de las localidades estudiadas vivirían, con un grado de confianza del 70%, bajo unas condiciones regionales templadas y no forestales. No obstante, las faunas de Villarroya y Saint-Vallier parecen indicar (con una confianza del 68%) ambientes más secos que los de La Puebla de Valverde. Los datos obtenidos en los análisis discriminantes realizados en el capítulo 2 se muestran en la tabla 6.1.

	<u>Trop-subtrop</u>	<u>Templado</u>	<i>p</i>	<u>Árido</u>	<u>Húmedo</u>	<i>p</i>	<u>Forestal</u>	<u>No forestal</u>	<i>p</i>
Villarroya		X	0,941	X		0,802		X	0,881
Saint-Vallier		X	0,972	X		0,823		X	0,804
La Puebla de Valverde		X	0,986		X	0,628		X	0,676

Tabla 6.1. Interpretación ambiental a partir de la fauna de rumiantes obtenida para los yacimientos estudiados en función de los principales análisis discriminantes.

Table 6.1. Environmental reconstruction for the studied fossil sites from ruminant fauna based on the main discriminant analyses.

A continuación se presentan las inferencias ambientales realizadas a partir de la autoecología de las especies presentes en los yacimientos estudiados.

VILLARROYA

Los análisis bioclimáticos muestran un ambiente a nivel regional de condiciones templadas, secas y no forestales. Por otra parte, en función de la escasez de restos de *Gazella* y de la abundancia de *Gazellospira*, más generalista, podemos inferir que los ambientes abiertos excesivamente áridos, con gran desarrollo de terrenos arenosos y/o pedregosos, no serían demasiado importantes. *Arvernoceros ardei/Cervus perrieri* habitaría en zonas boscosas adyacentes, cerca del agua, mientras que las zonas más escarpadas, así como las llanuras asociadas a estos relieves, habrían sido ocupadas por el caprino *Hesperidoceras merlae*. En los valles

y en las zonas más bajas y secas de estos relieves, donde no se desarrollara en exceso la vegetación, podrían también establecerse estacionalmente *G. borbonica* y *G. torticornis*, probablemente cuando el alimento disponible escaseara en las zonas más abiertas. *Croizetoceros ramosus* y *Leptobos elatus* habrían ocupado cómodamente los espacios intermedios del paisaje, evitando los extremos en la medida de lo posible.

SAINT-VALLIER

Al igual que en Villarroya, el análisis bioclimático muestra para esta localidad un ambiente regional de condiciones templadas, secas y no forestales. La información ecológica proporcionada por los taxones encontrados en ella tampoco difiere sustancialmente de la establecida para el yacimiento español, por lo que los datos ambientales a nivel local son muy similares. *Croizetoceros*, *Metacervoceros*, *Eucladoceros*, *Gazella* y *Gazellospira* habitarían en los mismos entornos definidos para los yacimiento españoles. *Leptobos elatus*, como se ha visto en el capítulo 5, podría habitar tanto en ambientes de bosque claro como en medios más abiertos, por lo que encajaría perfectamente en un paisaje ecotonal similar al descrito para Villarroya. Por otra parte, la menor abundancia de fósiles de *Gallogoral* respecto a La Puebla, podría sugerir un entorno menos escarpado en Saint-Vallier, aunque la génesis de ambos yacimientos, principalmente por acumulación biogénica (hiénidos, Arribas, 1999) y de origen aluvial (Valli, 2004b) respectivamente, es difícilmente comparable.

LA PUEBLA DE VALVERDE

Las condiciones bioclimáticas definidas a nivel regional para este yacimiento son ligeramente diferentes a las determinadas para las anteriores localidades, como se ya se ha apuntado (ver tabla 6.1), ya que ha sido clasificado como bioma húmedo en lugar de árido. No obstante, el ambiente local esbozado a partir de la comunidad de rumiantes fósiles de La Puebla de Valverde es similar al descrito para los yacimientos de Villarroya y Saint-Vallier. Podemos inferir que La Puebla de Valverde

presentaría, al igual que el yacimiento francés, parches forestales desarrollados debido a la mayor presencia de taxones propios de bosque, *Eucladoceros* y *Metacervoceros*, lo que se ve corroborado por el análisis bioclimático, que indica condiciones más húmedas en esta localidad. La abundancia de restos de *Gazella borbonica* revela también grandes espacios abiertos en las proximidades del yacimiento. Las especies más generalistas, *Croizetoceros ramosus* y *Gazellospira torticornis* habrían ocupado los espacios intermedios de este paisaje, tendiendo *Croizetoceros* hacia la ocupación de ambientes más densos que *Gazellospira*. *Gallogoral meneghinii*, de manera similar a *Hesperidoceras merlae* en Villarroya, habría ocupado terrenos escarpados en zonas cercanas, así como praderas asociadas a ellos. Nuevamente, como en el caso de Villarroya, tanto *Gazella* como *Gazellospira* podrían haber ocupado estacionalmente las zonas más bajas de estos relieves.

Nuestros resultados no arrojan luz sobre la causa de la ausencia de *Leptobos* en este yacimiento, ya que el ambiente esbozado para esta localidad no se diferencia sustancialmente de otras de edad y composición faunística similar, donde este taxón constituye un elemento importante de la comunidad. Sin embargo, esta ausencia parece ser determinante en la diferente asignación bioclimática de esta localidad respecto a Saint-Vallier.

En función de lo expuesto anteriormente, proponemos para estas tres localidades, aunque con características distintivas en función de las especies presentes en ellas, un ambiente a nivel local de tipo ecotonal, con grandes llanuras y áreas forestales más o menos densas. Estas últimas se situarían probablemente en los pies y en altitudes no demasiado elevadas de zonas escarpadas, donde el clima tiende a ser más húmedo debido a la barrera física impuesta por el relieve.

Las condiciones bioclimáticas definidas por el análisis previo nos indican que los bosques serían en realidad parches forestales, con sotobosques de hierbas y arbustos bien desarrollados, sobre todo en las proximidades de zonas con agua, aunque no demasiado extensos a nivel

regional. Los matorrales podrían ser también abundantes en estos ambientes, y darían paso progresivamente a terrenos más abiertos y grandes llanuras con desarrollo de hierbas y arbustos, al estilo de las actuales estepas mediterráneas, norteamericanas o asiáticas. En el presente, en este tipo de ambientes podemos encontrar especies como la *Antilocapra americana*, *Gazella subgutturosa*, *Saiga tatarica*, *Bison bison*, *Ovibos moschatus* y varias especies de *Naemorhedus*, *Capricornis*, *Ovis* y *Capra*, así como *Odocoileus*, *Capreolus pygargus* y *Cervus elaphus*.

6.2.2. Discusión y conclusiones

Se ha citado que en la transición Rusciniense - Villafranquiense se produce un cambio climático que conlleva en Europa un enfriamiento y una reducción en la humedad, e implanta condiciones de vegetación y clima mediterráneos (Méon-Vilain, 1972; Suc et al., 1995; Azanza et al., 2004; Palombo, 2004; Rodríguez et al., 2004). Estas condiciones mediterráneas no se ven reflejadas a partir de nuestros análisis bioclimáticos (tabla 2.10, AD3, AD5 y AD6), sino que se infieren entornos más fríos a nivel regional para los yacimientos estudiados (tabla 2.12). Villarroya y Saint-Vallier presentarían unas condiciones bioclimáticas de estepa (templado – árido – no forestal), mientras que la menor aridez mostrada por La Puebla de Valverde (templado – húmedo – no forestal) reflejaría condiciones de tundra.

Sin embargo, nuestros resultados sí nos permiten entrever el aumento de la aridez propuesto por numerosos autores al comienzo del Villafranquiense, así como el descenso de temperaturas a lo largo de este periodo.

En primer lugar, las concentraciones de polen en los sedimentos de la parte superior de la unidad inferior de Villarroya (facies lacustres relacionadas con la fase de calentamiento global del Plioceno medio, Anadón et al., 2002, 2008) analizados por Gauthier & Muñoz (2009), muestran una flora diversa. Esta asociación, con hierbas, coníferas, árboles subtropicales, mediterráneos y deciduos, revela la presencia de una

vegetación herbácea a nivel regional y la yuxtaposición de diferentes comunidades, indicando una zonación altitudinal, lo que pone de manifiesto, además de la presencia de taxones de clima marcadamente templado durante ese periodo, la existencia de relieves importantes en las proximidades del yacimiento. Los análisis de Gauthier & Muñoz (2009) identifican, para un periodo aproximado de tan solo 94 años, variaciones importantes en las especies y cantidad de polen recogido en los sedimentos lacustres, lo que interpretan como variaciones en la distribución y abundancia de las especies vegetales. Estas variaciones, afirman, se basan principalmente en cambios en la humedad y, en menor grado, en la temperatura. El enfriamiento producido al comienzo del Villafranquiense conllevó una reducción en la humedad, lo que habría restringido el espectro vegetal en Villarroya, manteniendo únicamente las especies mejor adaptadas a las condiciones más frías y secas.

En segundo lugar, la tendencia hacia condiciones algo más frías se reconocería en el paso de ambientes de tipo estepa, durante la MN16 (Villarroya), a otras de tipo tundra, en la MN17 (La Puebla de Valverde).

La transición hacia ambientes cada vez más abiertos a lo largo del Villafranquiense ha sido también referida por otros autores en función de las diferentes dietas de *Metacervoceros rhenanus* y *Eucladoceros senezensis* de Saint-Vallier (Villafranquiense medio) y Ceyssaguet (Villafranquiense superior, Francia) así como de la morfología del fémur del segundo. Las poblaciones de Saint-Vallier serían principalmente ramoneadoras (Valli & Palombo, 2008), lo que les sitúa en ambientes densos, acorde con nuestros resultados. Las poblaciones de Ceyssaguet presentarían dietas pastadoras, alimentándose de elementos más abrasivos obtenidos en ambientes herbáceos más abiertos (Croitor & Kaiser, 2002; Croitor, 2006), si bien es cierto que una variación en la dieta podría haber estado encaminada a evitar la competencia interespecífica, en lugar de ser consecuencia de un cambio en las condiciones ambientales. *Eucladoceros* de Ceyssaguet presenta además, según Kaiser & Croitor (2004), algunas adaptaciones cursoriales, lo que podría ser interpretado asimismo como adaptaciones a

medios más abiertos. La morfología de la cabeza del fémur ha sido considerada como una adaptación clave en la ocupación de ambientes abiertos en bóvidos (Kappelman et al., 1997; Scott et al., 1999), aunque sólo un estudio detallado de la morfología del aparato locomotor de los ciervos de Ceyssaguet podría determinar con mayor fiabilidad la preferencia ambiental de este taxón. Autores como Guérin (1998), Hernández Fernández et al. (1997), Rivals & Athanassiou (2008) y Kahlke et al. (2011), han señalado asimismo que las localidades villafranquienses de las penínsulas Ibérica e Italiana registrarían un clima más árido que otras partes de Europa, especialmente Europa occidental, lo que correspondería a su localización más meridional. Las desavenencias entre nuestros resultados (La Puebla de Valverde más húmedo que Saint-Vallier) y estos modelos podrían deberse a diferencias climáticas puntuales entre ambas localidades. Una pequeña diferencia de edad entre ellas podría situarlas en diferentes ciclos glaciales (ciclos de 41 Ka), que darían como resultado condiciones ambientales diferentes. Durante el Pleistoceno inferior, el clima estuvo ampliamente dominado por la fuerte interacción entre la oblicuidad y la precesión de la tierra (Suc et al., 2010). La primera, habría sido la responsable de las diferentes fases glaciales (oblicuidad mínima) – interglaciales (oblicuidad máxima), mientras que el régimen de precipitaciones, definido por la segunda (precesión mínima, máximo de lluvias y viceversa), habría determinado la reducción o expansión de las estepas a favor de los bosques. Tal como apuntan Huntley & Webb (1988) y Prentice (1992), un bioma puede formarse, destruirse y volverse a formar en un único ciclo de Milankovitch, y los datos cronoestratigráficos de los que disponemos para ambos yacimientos no son suficientes para ajustar nuestras dataciones hasta tal punto.

Por otra parte, un examen detallado de los análisis discriminantes llevados a cabo muestra que el bosque mediterráneo (IV) es un bioma difícil de caracterizar mediante este método (análisis bioclimáticos, apartado 2.6 del capítulo 2). Cuando se analizan los biomas por separado, 3 de las 5 localidades actuales son asignadas erróneamente, una a la

pluvissilva (I) y dos a la estepa (VII). Los análisis en función de la temperatura clasifican incorrectamente 3 localidades cuando se analizan biomas tropicales y subtropicales vs. templados, 2 localidades cuando se comparan biomas tropicales vs subtropicales y templados, y 2 localidades cuando se comparan los tres grupos de ambientes por separado. En función de la aridez, los análisis confunden 3 de las 5 localidades con biomas húmedos. Por último, los análisis basados en la masa forestal asignan 4 de las 5 localidades estudiadas al subgrupo de no forestales cuando se analizan biomas forestales vs. no forestales, y 2 de las 5 cuando la separación es entre biomas forestales densos, forestales claros y no forestales.

Entre todos estos resultados, la localidad que presenta el peor porcentaje de correcta clasificación (5 asignaciones incorrectas entre los 7 análisis) es San Lúcar de Barrameda, en España. Esto nos da una idea de que la Península Ibérica es incluso más problemática a la hora de clasificar dichos ambientes bajo estas premisas, lo que podría ser debido a su posición geográfica intermedia entre África y Eurasia, con climas mediterráneo y templado respectivamente (Jiménez-Moreno et al., 2010).

Si observamos la distribución bioclimática mundial actual (fig. 84) se puede ver cómo en Eurasia los biomas de estepa (VII) limitan principalmente con bosque caducifolio (VI) y taiga (VIII) al norte, este y oeste, y con bosque tropical deciduo (II), sabana (II/III) y bosque mediterráneo (IV) al sur. La transición de un bioma a otro es relativamente sencilla, en cuanto varían las condiciones de temperatura y humedad (fig. 85). De este modo, se puede pasar de la estepa al bosque caducifolio o a la tundra al aumentar la humedad, o al bosque tropical deciduo, sabana o bosque mediterráneo al aumentar la temperatura. Incluso pequeñas variaciones de estos factores dan como resultado la existencia de diferentes tipos de estepas, con mayor o menor predominio de hierbas y arbustos. Un ejemplo de ello son un tipo de llanuras que se desarrollan hoy en día en áreas donde la temperatura es fría, pero con un

índice relativamente considerable de precipitaciones, las estepas cálidas, presentes en los interiores áridos de continentes del norte, como las Grandes Llanuras norteamericanas o las estepas de Asia central (Prentice et al., 1992).

Bioma IV (Bosque Mediterráneo)	Grupos de pertenencia pronosticado						
	AD1	AD2	AD3	AD4	AD5	AD6	AD7
El Cabo (SUDAFRICA)	I**	1**	1	1**	2**	1	1
Esfahan (IRÁN)	IV	2	2**	2	2**	2**	1
Aleppo (SIRIA)	IV	2	2**	2	2**	2**	1
San Lúcar de Barrameda (ESPAÑA)	VII**	3**	2**	2	1	2**	3**
Fresno (USA)	VII**	2	1	1**	1	2**	3**

Tabla 6.2. Grupos de pertenencia pronosticados para el bosque mediterráneo (bioma IV) a partir de los análisis discriminantes llevado a cabo en el capítulo 2. El doble asterisco detrás de cada número indica que la asignación es errónea. AD1: I (Pluvilsilva), VII (Estepa); AD2: 1 (Tropical), 2 (Subtropical), 3 (Templado); AD3: 1 (Tropical+Subtropical), 2 (Templado); AD4: 1 (Tropical), 2 (Subtropical+Templado); AD5: 1 (Árido), 2 (Húmedo); AD6: 1 (Forestal), 2 (No forestal); AD7: 1 (Forestal denso), 2 (Forestal claro), 3 (No forestal).

Table 6.2. Predicted group membership for the Mediterranean forest (biome IV) from the discriminant analyses performed in Chapter 2. Double asterisk after every number indicates that the assignment is wrong. AD1: I (Pluvilsilva), VII (Steppe); AD2: 1 (Tropical), 2 (Subtropical), 3 (Temperate); AD3: 1 (Tropical + Subtropical), 2 (Temperate); AD4: 1 (Tropical), 2 (Subtropical + Temperate); AD5: 1 (Arid), 2 (Humid); AD6: 1 (Forest), 2 (Non forest); AD7: 1 (Dense forest), 2 (Clear forest), 3 (Non forest).

En el conjunto de las estepas actuales podemos encontrar asociaciones de rumiantes similares a las localizadas en los yacimientos analizados: ciervos generalistas, como *Cervus elaphus* y *Odocoileus hemionus*, o de ambientes forestales más o menos densos, como *Capreolus pygargus*, bóvidos y antilocápridos de tamaño medio de ambientes abiertos, como *Gazella subgutturosa*, *Saiga tatarica* o *Antilocapra americana*, grandes bóvidos propios de ambientes abiertos y bosques claros, como *Bison bison*, y caprinos típicos como *Ovis canadensis*, *Ovis ammon*, *Ovis vignei* o *Capra sibirica*.

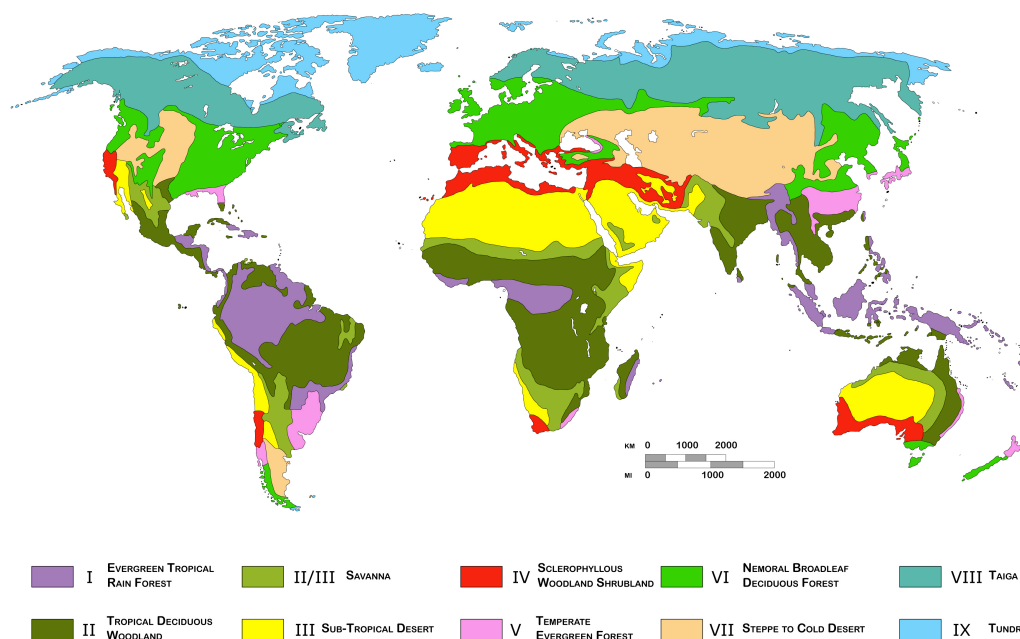


Fig. 84. Mapa de distribución de los biomas de Walter (1970) en el que se observan las interacciones entre las distintas zonas bioclimáticas actuales. Modificado de Walter (1970) y Allué Andrade (1990).

Fig. 84. Distribution map of the Walter (1970) biomes in which the interactions between different bioclimatic zones today can be observed. Modified from Walter (1970) and Allué Andrade (1990).

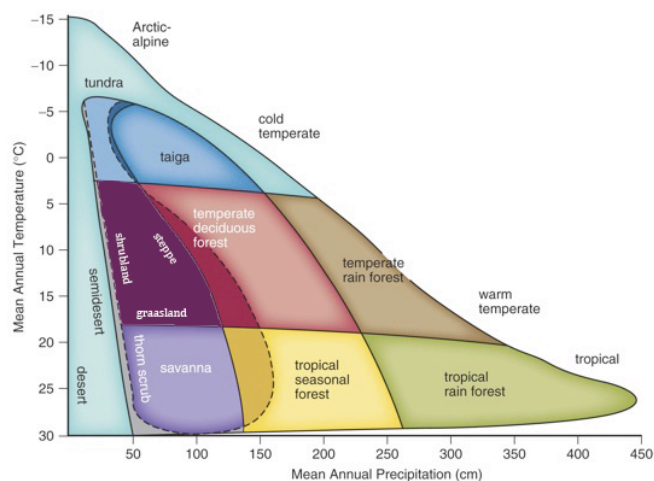


Fig. 85. Diagrama de biomas de Whittaker. Se muestra la distribución de diferentes biomas en función de la temperatura (°C) y de la precipitación anual (cm) (modificado de Whittaker, 1975).

Fig. 85. Whittaker biomes diagram. The distribution of the different biomes is shown based on temperature (°C) and annual precipitation (cm) (modified from Whittaker, 1975).

La asociación de rumiantes encontrada en las tundras actuales es, sin embargo, más restringida, con especies muy adaptadas al frío y la nieve como *Rangifer tarandus*, *Alces alces*, *Ovibos moschatus* y *Ovis nivicola*. Una posible explicación a la diferente diversidad de especies entre estos dos biomas en la actualidad, que no se observa durante el Plio-Pleistoceno en función de nuestros resultados, podría ser la existencia de un bioma intermedio de estepa-tundra, documentado durante ese periodo en Eurasia (Adams et al., 1990; Guiot et al., 1993; Zimov et al., 1995). Dicho concepto fue definido para explicar una amplia zona de combinación de taxones típicos de estepa y taxones tolerantes a la sequía propios de la tundra alpina, seguida de un cambio marcado a tundra arbustiva alpina, lo cuál está primariamente asociado con una disminución en la humedad del suelo (Lloyd et al., 1994). Este bioma de ecotono se encuentra actualmente restringido a zonas montañosas del noroeste de Norteamérica (Lloyd et al., 1994), noreste de Siberia (Yurtsev, 1982) y Tibet (Guiot et al., 1993), pero habría estado ampliamente distribuido en Eurasia durante la última glaciación, en el Pleistoceno superior. Un ambiente de este tipo durante el Plio-Pleistoceno, cuando la composición floral era muy diferente a la actual (Suc et al., 1995, Fauquette et al., 1998), permitiría mantener una diversidad biológica similar a lo largo del tiempo. Además, explicaría la abundancia de taxones durante el Villafranquiense, ya que la estepa, más productiva, acoge una mayor diversidad de especies de megaherbívoros que la tundra (Zimov et al., 1995).

Numerosos autores han determinado que, durante el final del Plioceno y el Pleistoceno inferior, las altitudes medias y bajas del Mediterráneo noroccidental estuvieron caracterizadas por la alternancia de estepas y bosques de *Quercus*, *Carpinus* o *Ulmus*, entre otros (Elhai, 1969; Bertoldi, 1977; Suc, 1978, 1984; Leroy & Seret, 1992; Suc et al., 1995; Jiménez-Moreno et al., 2010). En el Mediterráneo suroccidental, esta alternancia se hace patente sólo en zonas de altos relieves, donde la humedad es mayor (Brenac, 1984; Combourieu-Nebout, 1987, 1990, 1993). Al contrario del modelo tradicional propuesto por Suc & Zagwijn

(1983), en el cuál las estepas se relacionan con las fases glaciales, Subally & Quézel (2002) han puesto recientemente de manifiesto que, en el Mediterráneo oriental (Zakynthos, Grecia), los picos de polen de *Artemisia* se encuentran asociados a los periodos interglaciales, determinando de este modo un rango muy variable de humedad y temperatura para este género.

Asimismo, ambientes de tundra han sido registrados en los Países Bajos y en Polonia en la base del Praetigliense (Estadio Isotópico Marino 104, límite Plio-Pleistoceno) por Popescu et al. (2010). Dichos autores determinan que estos ambientes, con predominio de hierbas (Cyperaceae, Poaceae, *Thalictrum* o *Artemisia*) y arbustos (Ericaceae, *Ephedra*, *Helianthemum*, *Plantago*, *Betula nana*) que pueden alcanzar los 2.5 m de altura, darían paso episódicamente a la aparición de áreas forestales (*tundra-park*, definida por la presencia de *Pinus sylvestris*) al aumentar la temperatura y disminuir la humedad.

Por todo lo expuesto anteriormente, es factible imaginar unas condiciones bioclimáticas de transición de tipo estepa-bosque mediterráneo para los yacimientos de Villarroya y Saint-Vallier, y de tipo estepa-tundra para La Puebla de Valverde, ya que desde el Plioceno final los ciclos climáticos han causado desplazamientos latitudinales de la vegetación y de los biomas en Europa (Palombo, 2007). Como se ha comentado previamente en este mismo capítulo, la ausencia de *Leptobos* en La Puebla de Valverde parece ser un factor determinante en la diferente clasificación bioclimática entre este yacimiento y Saint-Vallier. Su presencia en la localidad francesa, introduce en el espectro de locomoción un caso más de galope y otro de *stotting*, lo que parece suficiente para diferenciarlas como dos ambientes distintos. El hecho de que *Leptobos* no esté registrado en La Puebla de Valverde puede deberse a dos factores: 1) un sesgo tafonómico, lo que resultaría extraño en un yacimiento tan rico como este, o 2) un motivo ecológico, por el cual unas condiciones ambientales más húmedas supusieran una barrera a la ocupación de este

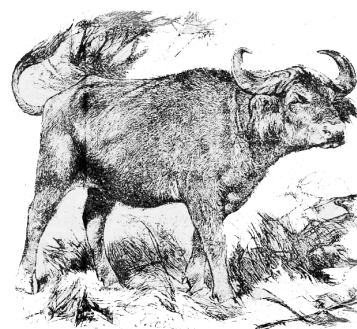
taxón. A partir de nuestros análisis parece que, en el caso de que se tratara de una causa ecológica, ésta podría ser una diferencia en la aridez entre ambos yacimientos, aunque es necesario explorar más a fondo la fauna del yacimiento, así como las causas reales de esta ausencia, para poder determinar una razón ecológica como origen del problema.

En cuanto a las temperaturas, a pesar de encontrarnos en climas templados, no deberían ser sin embargo excesivamente frías, puesto que los yacimientos presentan algunas especies heredadas del Rusciniense, cuando el clima era más cálido, como *Croizetoceros ramosus* y *Gazella borbonica*. En este sentido, Kurtén (1968) y Guérin (1998) indican que la naturaleza geológica de los sedimentos de tipo loess en los que se incluyen los niveles fosilíferos de Saint-Vallier podría sugerir condiciones periglaciales, así como la presencia de vastas llanuras pedregosas estériles durante la formación del yacimiento. No obstante, Guérin (1998) señala que, en función de la fauna y flora asociadas, los glaciares se situarían lejos de estas formaciones. Las calcretas intercaladas entre los loess indicarían períodos de condiciones climáticas más variables, ya que la formación de este tipo de litologías es típica de regiones con contrastes climáticos estacionales muy marcados, por lo que son muy frecuentes tanto en áreas tropicales como en regiones áridas (Nahon et al., 1975). Además, ninguna de las especies fósiles analizadas muestra un número importante de adaptaciones a los sustratos nevados, excepto *Hesperidoceras*, que como se ha visto en el capítulo 5 podría habitar estacionalmente en este tipo de ambientes. Guérin (1965) determina que los diversos géneros de caprinos del Villafranchiense europeo parecen pertenecer a un biotopo forestal de montaña relativamente baja, lo que concuerda con los datos mostrados por *Gallogoral* (ver capítulo 5). Los numerosos yacimientos villafranchienses en los que se da la coexistencia entre gacelas y caprinos estarían en consecuencia relacionados con puntos de unión de dos biotopos diferentes, situados en la confluencia de zonas montañosas y de llanura. En la actualidad dicha coexistencia es menos frecuente, aunque se puede observar en territorios no demasiado extensos del Caúcaso, entre

Rupicapra y *Saiga*, o en el norte de China, entre *Naemorhedus* y *Capricornis*, y *Gazella subgutturosa*.

Por otra parte, el registro de varias especies de nutrias y castores en Villarroya (*Enhydriactis ardea* y *Castor plicidens*, Azanza et al., 1989; Arribas & Bernard, 1994) y Saint-Vallier (*Enhydriactis ardea*, *Castor fiber* y *Trogontherium cuvieri*, Heintz et al., 1974; Guérin, 1998; Guérin et al., 2004), nos permiten imaginar un curso de agua permanente en estas localidades, que en Saint-Vallier podría ser el Paleoródano, como han sugerido Debard (2004) y Guérin et al. (2004). Faure & Guérin (1984) apuntan que la presencia de *Sus stozzii* en Saint-Vallier indica asimismo un ambiente forestal húmedo. Tal idea apoyaría el posible carácter “acuófilo” de *Metacervoceros*, *Eucladoceros* y de *Arvernoceros ardei/Cervus perrieri* de Villarroya, ya que crearía las condiciones ambientales anteriormente inferidas para estas especies.

En definitiva, parece que a pesar de la predominancia de ambientes fríos y áridos durante el Villafranchiense, los rumiantes lograron mantener una diversidad de especies relativamente alta mediante el reparto de los recursos. Las faunas de rumiantes habrían constituido un conjunto especialmente bien adaptado a distintos paisajes relativamente secos, en los que se alternaban y conjugaban grandes llanuras áridas con parches forestales y relieves escarpados. Cada uno de los diferentes ambientes habría sido ocupado por taxones especialistas, con algunas especies más generalistas que cohesionarían el paisaje.



7. SYNTHESIS & CONCLUSIONS

In this work, an attempt to relate morphological characters from the ruminant autopod to environmental and locomotor features has been made. To achieve it, a number of ecological (environment), ethological (locomotion) and phylogenetic variables have been statistically evaluated, among each other as well as with autopod morphology.

First, a sinecological analysis from ruminant communities was performed, in **Chapter 2**, to test whether bioclimatic conditions can be extrapolated from the locomotor spectrum of extant ruminants. Bioclimatic analyses show that it is not possible to discriminate among different biomes separately. However, these results improve notably when considering different biomic groups (see table 2.10). Grouping biomes under characteristics such as temperature, aridity or wood mass, makes it possible to discriminate between tropical/subtropical vs. temperate, arid vs. humid, and forest vs. non forest biomes (with 70%, 68% and 70% of correct classification respectively).

To check the associations between the non-morphological variables, several Chi² analyses were carried out in **Chapter 3**. Based on the results obtained (table 3.1, and appendix 5), the following conclusions can be drawn:

a) Bovids, as a whole, show a high affinity for open landscapes and arid climates. Members of the subfamily Cephalophinae, however, present modes of locomotion similar to those shown by moschids, tragulids and muntiacines, differing significantly from other bovids. Cephalophines show, as well, a greater resemblance in their environmental preferences to deer and tragulids than to bovids. Caprines, being climbers, associate to temperate climates and mountainous areas. Deer are less specific in general, being more frequent in forested areas near wetlands, but without a preferred mode of locomotion at the family level. Moschids tend to live in temperate regions, and tragulids in tropical and entangled environments, but both are of relatively small size and move with similar

locomotion. As for giraffids and antilocaprids, there is not enough data to determine their ecological affinities because of the reduced number of extant species.

b) Two groups of different locomotion types can be distinguished: I) gallop-stotting and II) bounding gallop-zigzagging. The first is primarily used by bovids (except cephalophines), and the second by moschids, tragulids and cephalophines. These kinds of movements are greatly influenced by the environment. The gallop-stotting locomotion mode is typically found in open areas which are generally lacking in woody vegetation at ground level. Bounding gallop-zigzagging is, by contrast, mainly observed in forested and thick areas.

c) Species from both temperate and subtropical regions are associated with open environments in general. But, while the former are significantly associated with moist grounds, with an abundance of snowy and/or mountainous terrains, the latter are associated with arid, sandy and stony areas. Species from tropical settings are however associated with a positive influence on the development of the plant communities at all levels.

d) Small body sizes (< 30 Kg) are closely related to forested environments and type II locomotion. Medium-sized species (30-64 Kg) are good at climbing and are typically found in open areas. Larger taxa (> 90 Kg) also show an affinity for open landscapes where they can gallop.

The non-morphological characters defined before were also statistically compared with autopod morphology in **Chapter 4**, using Chi² analyses as well (see tables for each bone in chapter 4 for detailed associations). One of the most significant findings to emerge from this study is that metatarsal III-IV is the best ecomorphological indicator among autopod bones in ruminants. Furthermore, most of the significant adaptations presented by this bone concentrate on its proximal joint and the distal epiphysis. The rest of the bones (carpal and tarsal bones,

metacarpal III-IV and phalanges) provide considerably less information, especially when taking into account only the very significant values ($p \leq 0.001$). However, these results improve substantially when this range is extended to values of $p \leq 0.050$.

Another important issue to consider is that, for the same taken characters, metatarsals III-IV are more informative than metacarpals III-IV.

The most important conclusions obtained for each bone are detailed below (letters and numbers in brackets indicate the number of morphological character):

I) Carpal bones: these bones do not provide too much information, and only 3 out of the total studied characters show a significance $p \leq 0.001$ (1 for lunate and 2 for the magnum). This brief information may be due to its small, compact morphology, as well as the restricted movement they are subjected to the joints.

II) Astragalus: it can be summarized that the astragali of species inhabiting open environments and clear substrates have in general larger processes, deeper fossae and more developed insertion marks (As 10, As 13, As 15, As 24, As 27, As 32), than those from more forested habitats (As 7, As 10, As 12, As 13, As 15, As 17, As 24, As 32). These differences are also reflected in the strong marks shown by bovids (As 5, As 15 y As 22) and the limited developed processes, small fossae and narrow ridges in deer (As 9, As 24) and tragulids (As 5, As 12, As 14, As 28, As 32).

As for the modes of locomotion, astragali with inclined longitudinal axes (As 4) and distal condyles of different sizes (As 6) are typical for species with zigzagging movements. Gallop is characterized by astragali with vertical longitudinal axes (As 4) and strong protuberances on the medial distal fossa (As 15). Stotting is, on the other hand, typical in species with symmetrical astragali at its distal pulley (As 6), a deep central anterior fossa (As 10), and a very clear distal limit of the anterior crest of the proximal condyle (As 27). It can also be observed that both bounding

gallop and stotting, which are both modes of locomotion where jumping on even surfaces occurs, have in common the development of deep posterior proximal fossae (As 22) and continuous astragalo-calcaneal facets (As 29). This may have some kind of biomechanical relevance regarding jumping.

III) Calcaneus: its analysis reveals that some morphological characters of this bone can be used to discriminate among arid, open and clear substrates, on one hand, and forested and thick environments, on the other. The differences are mainly determined by the different development of the anterior part of the tuber calcis (Cc 8) and distal apophysis (Cc 21), the morphology of the *sustentaculum tali* (Cc 9) and the neck (Cc 14), as well as the inclination of the *sustentaculum* (Cc 13) and the astragalar facet (Cc 15).

Likewise, some criteria for distinguishing between bovids and cervids can be set based on the different development stages and angles of the tuber (Cc 2, Cc 8), the *sustentaculum* (Cc 9, Cc 10, Cc 11, Cc 13) and the distal apophysis (Cc 15). There is a significant overlap between the traits that define bovids and open settings and, to a lesser degree, between cervids and forests.

In relation to types of locomotion, the results show that the studied characters do not provide too much information, except when regarding gallop (Cc 8, Cc 17, Cc 19, Cc 22), stotting (Cc 13, Cc 17) and climbing (Cc 5).

IV) Naviculocuboid: the results allow to establish a series of characters to differentiate between open, and generally arid, habitat dwellers, and those inhabiting forested or more entangled environments. The main differences are caused by the position of the facets between ectomeso- and entocuneiform (Cb 10), anterior and posterior edge profiles (Cb 12, Cb 13), and the size of the lateral distal process (Cb 14). Besides, many more characters provide information on their associations with

open spaces (Cb 1, Cb 2, Cb 4, Cb 5, Cb 11). Among them, a large number correspond to species of the family Bovidae, which in turn can be differentiated from deer by variations in the morphology of the central posterior process (Cb 1), the posterior crest of the medial apophysis (Cb 5), the posterior edge (Cb 13), and the lateral distal process (Cb 14).

With regard to the locomotion, the naviculocuboid does not stand out as an especially important element. However, it is notable that two out of the three related characters (Cb 13 and Cb 14), are concentrated on the rear surface, where muscles controlling the flexion of the foot are inserted.

V) Metacarpal III-IV: species living in arid and open settings have long metacarpals III-IV (Mtc 2) and exhibit symmetrical, more or less parallel to the longitudinal axis morphologies (Mtc 1, Mtc 9, Mtc 10, Mtc 13, Mtc 26), without a distal sagittal groove (Mtc 12) and with highly developed verticilli (keels) (Mtc 28). In contrast, shorter (Mtc 2) and asymmetric (Mtc 1, Mtc 10, Mtc 13, Mtc 19, Mtc 23) forms, with marked distal sagittal groove (Mtc 12) and undeveloped verticilli (Mtc 28) are typical in species living in forest environments.

As for the types of locomotion, the association gallop-stotting is defined by a pronounced distal interosseal sulcus, an elongated dorsomedial tuberosity, and symmetrical and well-developed verticilli (Mtc 5, Mtc 7, Mtc 19, Mtc 28). Bounding gallop-zigzagging locomotion is harder to characterize, and can only be defined by the asymmetric morphology of the verticilli in lateral view (Mtc 19), as well as climbing, related also with short metacarpals III-IV (Mtc 2) and type C intertrochlear incisions (Mtc 8).

V) Metatarsal III-IV: metatarsal III-IV provides too much information to summarize in a coherent way. We therefore have considered it more practical to summarize these data graphically. The characters that were significant in discriminating between different environments and types of locomotion are shown in figures 74 and 75. In

these drawings, solid lines show the ecomorphological characters ($p \leq 0.001$), while dotted lines indicate those morphological characters which are not statistically associated with the defined habitat or locomotion.

VI) Phalanx I: although difference in length and morphological variation between fore and hind phalanges may be substantial (as in *Litocranius walleri* or *Alcelaphus buselaphus*), all phalanges within a species follow more or less the same pattern. The longitudinal morphology of the first phalanx (FI 3, FI 4, FI 8) allows us to differentiate between elongated forms, with concave proximal diaphysis and sharp changes of slope in the proximal edge (typical of arid and open landscapes) and those conical, with a more or less straight palmar profile (typical of thick wooded areas). Two of these characters (FI 3 and FI 4), as well as the degree of development of the proximal palmar groove (FI 9), allow us to discriminate between the families Bovidae and Cervidae.

The information provided by this bone regarding locomotion is very limited.

VI) Phalanx II: from the results, a clear distinction between bovids in open and arid environments, and cervids inhabiting forested areas can be made based on the shape and size of the palmar process (FII 5, FII 6, FII 7). This phylogenetic discrimination is also reflected in the symmetry of the distal epiphysis (FII 9). Open habitat species are characterized by flattened forms (FII 4), whereas elongated shapes are typical of bounding gallop locomotion. On the other hand, species typically found in entangled substrates present weak marks for the insertion of the distal interdigital ligaments (FII 8).

With regard to locomotor information provided by the analyses, it is important to note that the species using gallop-stotting show no differences, neither in length, nor in width, between fore and hind phalanges.

VI) Phalanx III: it can be summarized that the phalanges of species living in open and arid environments show morphologies of equilateral or scalene triangle (FIII 1), with convex or angular dorsal profiles (FIII 2), straight or convex and not inclined palmar surfaces (FIII 3, FIII 12), extensively projected wedges to the posterior part (FIII 6), and well-developed pyramidal eminences (FIII 13). In contrast, those species from denser habitats exhibit different sizes between fore and hind limbs phalanges (FIII 4), concave profiles (FIII 2), well-developed marks for the insertion of the distal interdigital ligaments (FIII 10), and volar surfaces inclined towards the horizontal plane (FIII 12).

As far as adaptations to different types of locomotion, in the case of gallop these correspond very accurately with the open habitats described above, further showing a limited development of the distal interdigital ligaments (FIII 10). The bounding gallop also relates to a difference in size between fore and hind phalanges (FIII 4), and a slightly projected wedge (FIII 6).

From all these results it can be concluded that adaptations to type I locomotion (gallop+stotting) tend to limit the movement of the bones in a parasagittal plane. This is also closely associated with open and arid environment inhabiting bovids. Species showing type II locomotion (bounding gallop+zigzagging) in forested or dense habitats, exhibit instead a pattern that allows broader movement in the joints, which is usually more typical in moschids, tragulids and cephalophines. These data corroborate some of the adaptations proposed by previous authors (Gentry, 1970; Leinders, 1979; Köhler, 1993).

As for the results obtained for the other families (Giraffidae, Moschidae, Antilocapridae and Tragulidae), we cannot establish valid associations among the variables due to the small number of extant representatives. However, it is possible to determine shared morphologies with other ruminants, or specifics for each group.

The fact that most ecomorphological characters ($p \leq 0.001$) are related to open, arid and sandy environments and not to other terrains that are more forested, shrubby or swampy, may be due to several factors. First, it can be caused by an over-representation of the members of some subfamilies, which tend to share similar environmental features, to the detriment of another. Second, it may be that, since the origin of ruminants is found in dense forested habitats, all species share common ancestral features, making the “new” adaptations more evident in landscapes very different to the original ones.

On the other hand, the exhaustive analysis of the variables, and their ecomorphological associations, set by other authors, has allowed us to verify their feasibility or reject them as phylogenetic, ethological or ecological indicators. However, the differences between other authors and our results could also be due to the researcher subjectivity to assign the different trait characters to every species.

Finally, we must argue that, the fact that certain morphological characters have not provided significant results may be due to several issues. Among them, the following could be considered as the most relevant:

1) Variables are inadequate and do not interfere the way we want. We cannot really discriminate ecological factors from morphology because it does not reflect those phylogenetic, allometric, or other features.

2) Variables are adequate but the traits are not.

3) Although variables and their traits are appropriate for a good ecological discrimination, species have not been correctly coded, either because of insufficient sample size or an error in assessment.

4) Allometric differences may influence the determination of the trait characters, as certain features can be exaggerated or reduced depending on the size.

However, the fact that two variables are correlated, even with very significant values may not mean that inevitably a causal relationship between them exists. Statistical theory asserts that causal correlations between two variables can be established because they are correlated to a third, not yet considered variable.

The ecomorphological model developed with the aid of the previous analyses is applied, **in Chapter 5**, to the fossil species. Their morphology is studied in order to relate it with their environmental preferences and modes of locomotion.

Our results allow us to infer that the larger deer, *Metacervoceros rhenanus* and *Eucladoceros senezensis*, would have occupied relatively dense forests and wetlands, while also exploring adjacent plains. The smaller cervid, *Croizetoceros ramosus*, presents a more generalist pattern, with adaptations to exploit resources both in open habitats and forests. It is likely that *Croizetoceros* would have avoided the interspecific competition with *Metacervoceros* (more similar in size than *Eucladoceros*), and both occupied different ecological niches. Cervids, considered in the past as mere brachyodont herbivores subordinated to forests and wooded areas, are actually quite flexible animals, capable of adapting to different environments.

Bovids, in contrast, are shown as predominant species in arid and open environments, such as savannahs and semi-deserts. Those areas were dominated by grasslands dotted with trees and bushes, and possibly with close sandy and stony areas. Among them, *Gazella borbonica* was the most adapted taxon to aridity and sandy substrates, followed by *Gazellospira torticornis*. *Leptobos elatus* would be often found in hard substrates, exploring frequently the clearer areas of the forests. Finally, *Gallogoral meneghinii* and *Hesperidoceras merlae* would inhabit rough terrains. The less steep areas of those terrains could also be occasionally occupied by *Gazella borbonica* and *Gazellospira torticornis*.

As to the locomotion, gallop seems to be the predominant type, since all species exhibit abilities to execute it. Besides, fossil taxa would present in general the characteristic displacements of the occupied environments, that is, bounding gallop-zigzagging in dense habitats, stotting in open areas, and climbing in the mountainous settings. All these results are shown in a simplified way in table 5.3.

The bioclimatic analyses (developed in chapter 2), as well as the results obtained from the fossil species autoecology (chapter 5), are applied, in **chapter 6**, to the paleocommunities of the fossil sites. Bioclimatic analyses provide temperate and non forest regional conditions for the three localities. However, regional climate would have been more arid in Villarroya and Saint-Vallier than in La Puebla de Valverde.

The previous environmental inferences allow knowledge of the decrease in temperatures that followed the Mid-Pliocene thermal optimum observed by numerous authors during the Villafranchian. Despite these cold conditions, inherited mammal taxa from the Ruscinian, as *Gazella* and *Croicetoceros*, as well as flora, show that these conditions would not be extremely hard.

Based on the distribution of present biomes, the climatic conditions obtained through bioclimatic analysis allow inferring regional environment of mediterranean forest-steppe in Villarroya and in Saint-Vallier, and steppe-tundra in La Puebla de Valverde. However, the conditions defined by other authors for the northwestern Mediterranean during this time, disagree partially with our model. It may be due to the fact that Mediterranean conditions are hardly characterized by our bioclimatic analysis (see table 6.2). *Artemisia* steppes were, on the other hand, common during the Plio-Pleistocene, and a steppe-tundra biome has been widely described for this region during the Pleistocene. As climatic cycles have been important since the late Pliocene-early Pleistocene (2.58 Ma), favoring latitudinal displacements of the vegetation, it is possible that Saint-Vallier represents interglacial conditions (similar to those recorded

in the early Villafranchian in Villarroja), while La Puebla de Valverde would probably show a glacial phase. It is important to notice that the MN17 fossil sites (Saint-Vallier and La Puebla de Valverde) present the same ruminant taxa, but the Spanish locality lacks *Leptobos*. This absence seems to be determined by the different climatic conditions of these two sites. From our results, it seems that the reason for this absence could be based on differences in humidity. Only a deeper study of the place would allow finding a potential ecological cause for this gap.

According to our autoecological model, the environment inferred by the fossil species present in the fossil sites would correspond to a mosaic landscape, with a predominance of arid plains, but dotted with forest patches and steep areas. These forested areas, not very extensive but with well-developed understories, would probably situate in the lower parts of the rough zones, where climate tends to be warmer and more humid because of the geographical barriers.

BIBLIOGRAFÍA



Adams, J. M., Faure, H., Faure-Denard, L., McGlade, J. M. & Woodward, F. I. (1990). Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present. *Nature* 348: 711–714.

Agnarsson, I. & May-Collado, L. J. (2008). The phylogeny of Cetartiodactyla: The importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of cytochrome *b* to provide reliable species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48 (3): 964–985.

Aguirre, E. & Morales, J. (1990). Villafranchian faunal record of Spain. *Quartärpaläontologie, Berlin* 8: 7-11.

Agustí, J. & Oms, O. (2001). On the age of the last hipparionine faunas in Western Europe. *Comptes Rendus de l' Academie des Sciences de Paris* 332: 291-297.

Ahumada, J., Silva, C. E. F., Gajapersad, K., Hallam, C., Hurtado, J., Martin, E., McWilliam, A., Mugerwa, B., O'Brien, T., Rovero, F., Sheil, D., Spironello, W. R., Winarni, N. & Andelman, S. J. (2011). Community structure and diversity of tropical forest mammals: data from a global camera trap network. *Philosophical transactions of the Royal Society* 366: 2703-2711.

Aiello, L. C. (1981). Locomotion in the Miocene Hominoidea. *Symposia of the Society for the Study of Human Biology* 21: 63-97.

Alberdi, M. T. & Azanza, B. (1997). Comentarios al artículo Magnetoestratigrafía preliminar de los materiales pliocenos de la Cubeta de Villarroja (Sierra de Cameros, La Rioja) de Pueyo Morer E., Muñoz Jiménez A., Parés J. M. (1996). *Geogaceta* 22: 7-8.

Alberdi, M. T., Alcalá, L., Azanza, B., Cerdeño, E., Mazo, A., Morales, J., Sesé, C., (1989). Consideraciones bioestratigráficas sobre la fauna de vertebrados fósiles de la cuenca de Guadix-Baza (Granada, España). *Trabajos sobre el Neógeno Cuaternario* 11: 347–355.

Alberdi, M. T., Cerdeño, E., López-Martínez, N., Morales, J. & Soria, M. D. (1997a). La fauna Villafranquiense de El Rincon-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geológicos* 53: 69-93.

Alberdi, M. T., Azanza, B., Cerdeño, E. & Prado, J. L. (1997b). Similarity relationship between mammal faunas and biochronology from latest Miocene to Pleistocene in the Western Mediterranean area. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 90: 115-132.

Alberdi, M. T., Alonso Diago, M. A., Azanza, B., Hoyos, M. & Morales, J. (2001). Vertebrate taphonomy in circum-lake environments: three cases in the Guadix Baza Basin (Granada, Spain). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 165: 1-26.

Alcalá, L. & Morales J. (2006). Antilopinae (Bovidae, Mammalia) from the Lower Pliocene of Teruel Basin (Spain). *Estudios Geológicos* 62 (1): 559-570.

Alcalde, G. M., Alberdi, M. T., Azanza, B. & Hernández Fernández, M. (2006). Inferencias ambientales a partir del estudio de la locomoción en comunidades de rumiantes. XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, E. Fernández Martínez (Ed.). Universidad de León, León (Spain), pp: 13-15.

Alexander, R. McN. (1977). Allometry of the limbs of antelopes (Bovidae). *Journal of Zoology* 183: 125-146.

Alexander, R. McN. (1988). The scope and aims of functional morphology and ecological morphology. *Netherlands Journal of Zoology* 38: 3-22.

Alexander, R. McN. & Jayes, A. S. (1983). A dynamic similarity hypothesis for the gaits of quadrupedal mammals. *Journal of Zoology* 201: 135-152.

Alexander, R. McN., Langman, V. A. & Jayes, A. S. (1977). Fast locomotion of some African ungulates. *Journal of Zoology* 183: 291-300.

Alexander, R. McN., Maloiy, G. M. O., Hunter, B., Jayes, A. S. & Nturibi, J. (1979). Mechanical stresses in fast locomotion of buffalo (*Syncerus caffer*) and elephant (*Loxodonta africana*). *Journal of Zoology* 189: 135–144.

Alexander, R. McN., Dimery, N. J. & Ker, R. F. (1985). Elastic structures in the back and their role in galloping in some mammals. *Journal of Zoology London* 207: 467-482.

Allué Andrade, J. L. (1990). *Atlas fitoclimático de España. Taxonomías*. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias. 221 pp.

Anadón, P., Burjachs F., Martín, M., Rodríguez-Lázaro, J., Robles, F., Utrilla, R., Vazquez, A. (2002) Paleoenvironmental evolution of the Pliocene Villarroya Lake, northern Spain. A multidisciplinary approach. *Sedimentary Geology* 148: 9–27.

Anadón, P., Utrilla, R., Vázquez, A., Martín-Rubio, M., Rodríguez-Lázaro, J., Robles, F. (2008). Paleoenvironmental evolution of the Pliocene Villarroya Lake, northern Spain, from stable isotopes and trace-element geochemistry of ostracods and molluscs. *Journal of Paleolimnology* 39 (3): 399–419.

Andrés, M. (2011). *Los bóvidos villafranquienses de La Puebla de Valverde y Villarroya: sistemática, filogenia y paleobiología*. PhD dissertation. Universidad de Zaragoza. 428 pp.

Andrés, M., Alcalde, G. M., Azanza, B., Morales, J. & Alberdi, M. T. (2008). Sex-specific differences in the skeleton of North African gazelles (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Integrative Zoology*. Special Issue. Abstracts from XX International Congress of Zoology. S10: 31.

Andrés, M., Alcalde, G.M., Azanza, B., Hernández Fernández, M. & Alberdi, M. T. (2009). Sexual dimorphism and body-size clines in *Gazellospira torticornis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29 (3-Supplement): 55^a.

Andrews, P. (1995). Mammals as palaeoecological indicators. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38 (1): 59-72.

Andrews, P., Lord, J. M. & Evans, E. M. N. (1979). Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 11: 177-205.

Antón, M. & Werdelin, L. (1988). Too well restored? The case of the *Megantereon* skull from Senèze. *Lethaia* 31 (2): 158-160.

Argant, J. (2004). Le maar de Senèze – palinologie. In: *Quaternaire et Volcanisme en Auvergne et Velay; Livre-guide de l'excursion AFEQ, mai 2004*. J. F. Pastre (Ed.). Association française pour l'Etude du Quaternaire/CNRS. Paris, pp: 108-113.

Arribas, A. (1999). *Análisis y modelización de la tafonomía del yacimiento de Venta Micena (Granada) y su estudio comparativo con otras localidades españolas del Plio-Pleistoceno continental*. PhD dissertation. Universidad Complutense de Madrid. 344 pp.

Arribas, A. & Bernard, J. (1994). Catálogo de mamíferos pliocenos del yacimiento de Villarroja (La Rioja), en la colección del Museo Geominero. *Boletín Geológico y Minero* 105 (3): 236-248.

Arribas, A. & Garrido, G. (2003). Primer registro de *Leptobos etruscus* (Falconer, 1868) (Mammalia, Artiodactyla) en la Península Ibérica: aportaciones a la taxonomía de los bovinos villafranquienses. *Geotemas* 5: 85-86.

Arribas, A., Baeza, E., Bermúdez, D., Blanco, S., Durán, J. J., Garrido, G., Gumiel, J. C., Hernández, R., Soria, J. M. & Viseras, C. (2004). Nuevos registros paleontológicos de grandes mamíferos en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada): aportaciones del Proyecto Fonelas al conocimiento sobre las faunas continentales del Plioceno-Pleistoceno europeo. *Boletín Geológico y Minero* 115 (3): 567-582.

Artemiou, C. (1984). Mammalian community palaeoecology: a review of recent methods with special reference to Miocene mammalian faunas of Europe. *Paleobiologie Continentale* 14 (2): 91-109.

Athanasiou, A. (1996): *Contribution to the study of the fossil mammals of Thessaly (Greece)*. PhD dissertation. Atenas University. 353 pp.

Athanassiou, A. (1998). Contribution to the study of the fossil mammals of Thessaly. *Gaia* 5: 1- 354.

Athanassiou, A. (2001). New data on the *Equus stenonis* Cocchi, 1867 from the Late Pliocene locality of Sés klo (Thessaly, Greece). *Geodiversitas* 23 (3): 439-469.

Aymard (1854). Ossements fossiles. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences, Arts et Commerce du Puy* 18: 51-54.

Azanza, B. (2000). Los Cervidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno de las cuencas del Duero, Tajo, Calatayud-Teruel y Levante. *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza* 8: 1-376.

Azanza, B. & Morales, J. (1989). Los artiodáctilos de Huélagu, Huéscar-1 y Cúllar de Baza-1 (Cuenca de Guadix-Baza, Granada). *Trabajos sobre el Neógeno-Cuaternario* 11: 289-316.

Azanza, B., Menéndez, E. & Alcalá, L. (1989). The Middle-Upper Turolian and Ruscinian Cervidae in Spain. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 28 (2-3): 171-182.

Azanza, B., Nieto, M., Soria, D., Morales, J. (1997). El registro neógeno de los Cervoidea (Artiodactyla, Mammalia) de España. In: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*. J. P. Calvo & J. Morales (Eds.). Universidad Complutense de Madrid, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, pp: 41-44.

Azanza, B., Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (1999). Mammalian diversity and turnover patterns during Plio-Pleistocene in Western Mediterranean area. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12: 113-122.

Azanza, B., Alberdi, M. T. y Prado, J. L. (2000). Large mammal turnover pulses correlated to the latest Neogene glacial trends. In: *Western Europe. Climates: past and present*. M.B. Hart (Ed.). Geological Society, London. Special Publications, 181, pp: 161-170.

Azanza, B., Palombo, M. R. & Alberdi, M. T. (2003). Similarity relationship between large mammal faunas of Spanish and Italian peninsulas from the latest Miocene to the Middle Pleistocene. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 229 (1): 95-127.

Azanza, B., Palombo, M. R., Alberdi, M.T. (2004). Large mammal turnover pulses and palaeoclimate changes from the Miocene to the Late Pleistocene in Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 110 (2): 531-545.

Azzaroli, A. (1977). The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary. In: *Neogene-Quaternary Boundary Proceedings II Symposium*, Bologna 1975, *Gionarle di Geologia* (2) XLI, I-II: 61-79.

Azzaroli, A. (1992). The cervid genus *Pseudodama n.g.* in the Villafranchian of Tuscany. *Palaeontografia Italica*. (new series) 79: 1-41.

Azzaroli, A., de Giuli, C., Ficarelli G. & Torre, D. (1988). Late Pliocene to Early Mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 66 (1-2): 77-100.

Azzaroli, A., Colalongo, M. L., Nakagawa, H., Pasini, G., Rio, D., Ruggeri, G., Sartori, S. & Sprovieri, R. (1997). The Plio-Pleistocene boundary in Italy. In: *The Pleistocene boundary and the beginning of the Quaternary*. J. A. Van Couvering (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp: 141-155.

Baermann, E., Sánchez, I., Andrés, M., Alcalde, G. M. & Morales, J. (2010). Total evidence analysis of the Antilopinae with implications for the early history of African antelopes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30 (3-Supplement): 56^a.

Bakker, R. T. (1975). Experimental and fossil evidence for the evolution of tetrapod bioenergetics. In: *Perspectives of Biophysical Ecology*. D. M. Gates & R. B. Schmerl (Eds.). Springer Verlag, New York. pp: 365-399.

Barone, R. (1976). Anatomie Comparée des Mammifères Domestiques. Tome I: Atlas y texto. Ostéologie. Ed. Vigot Frères. París. 428 pp.

Bernsen, J. J. A. (1934). Eine Revision der fossilen Saugetierfauna aus den Tonen von Tegelen. *Natuurhistorisch Maandblad*: 19-23.

Bertoldi, R. (1977). Studio palinológico della serie di Le Castella (Calabria). *Rendiconti dell'Accademia Nazionale dei Lincei* 62. 1st sem. 4: 547-555.

Bertram, J. E. A. & Gutmann, A. (2009). Motions of the running horse and cheetah revisited: fundamental mechanics of the transverse and rotary gallop. *Journal of the Royal Society Interface* 6: 549-559.

Biddittu, I., Cassoli, P. F., Radicati di Brozolo, F., Segre, A. G., Segre Naldini, E. & Villa, I. (1979). Anagni, a K-Ar dated Lower and Middle Pleistocene site, Central Italy: Preliminary report. *Quaternaria* 21: 53-71.

Biewener, A. A. (1989a). Mammalian terrestrial locomotion and size. *BioScience* 39 (11): 776-783.

Biewener, A. A. (1989b). Scaling body support in mammals: limb posture and muscle mechanics. *Science* 245 (4913): 45-48.

Biewener, A. A. (1990). Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science* 250 (4984): 1097-1103.

Biewener, A. A. (1999). Dynamics of muscle function during locomotion: accommodating variable conditions. *The Journal of Experimental Biology* 202: 3387-3396.

Biewener, A. A. (2006). Patterns of mechanical energy change in tetrapod gait: pendula, springs and work. *Journal of Experimental Zoology* 305A: 899-911.

Biewener, A. A. & Daniel, T. (2010). A moving topic: control and dynamics of animal locomotion. *Biology letters* 6: 387-388.

Biewener, A. A., Thomason, J., Goodship, A. & Lanyon, L. E. (1983). Bone stress in the horse forelimb during locomotion at different gaits: a comparison of two experimental methods. *Journal of Biomechanics* 16: 565-576.

Biknevicius, A. R. & Ruff, C. B. (1992). The structure of the mandibular corpus and its relationship to feeding behaviours in extant carnivorans. *Journal of Zoology* 228: 479-507.

Biquand, D., Dubar, M., Sèmah, F. (1990). Paleomagnetic correlation of the Mediterranean Upper Neogene biochronology and Villafranchian Vertebrate sites of the Massif Central, France. *Quaternary Research* 33: 241-252.

Blainville, H. M. D. (1816). Sur plusieurs espèces d'animaux mammifères de l'ordre des Ruminans. *Bulletin des Sciences de la Société Philomatique* 3: 73-82.

Blondel, J. (2003). Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223-231.

Bock, W. J. & von Wahlert, G. (1965). Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269-299.

Boeuf, O. (1983). Le site villafranchien de Chilhac (Haute-Loire), France. Étude paleontologique et biostratigraphique. PhD dissertation. Paris 7 (Université de soutenance). 253 pp.

Bonifay, M. F. (1992). Apport des grandes faunes villafranchiennes du Massif Central français dans le cadre général du Plio-Pléistocène. 117 Congrès National des Sociétés Savantes (Moyenne montagne), Clermont-Ferrand. pp: 55-64.

Borelli, G. A. (1680). *De Motu Animalium*. C. J. a Jesu (Ed.). Ex typographia Angeli Bernabo, Romae. 520 pp.

Bouchez, R., López Carranza, E., Ma, J. L., Amossé, J., Piboule, M., Cornu, A., Diebolt, J., Galland, D., Rey, P., De Lumley, H. & Guérin, C. (1983-1984). Datation par résonance paramagnétique électronique d'émail dentaire fossile provenant des sites d'Ayusbama, Pérou, de Saint-Vallier et de la Caune de l'Arago (France). 1^{er} Symposium international d'Archéologie africaine et Sciences de la Nature appliquées à l'Archéologie, Bordeaux septembre 1983. Revue Archéométrie 8: 70-79.

Bouhallier, J. & Berge, C. (2006). Analyse morphologique et fonctionnelle du pelvis des primates Catarrhiniens: conséquences pour l'obstétrique. Comptes Rendus Palevol 5: 551-560.

Bout, P. (1960). Le Villafranchien du Velay et du Bassin Hydrographique Moyen et Supérieur de l'Allier. PhD dissertation. Jeanne d'Arc, Le Puy-en-Velay. 344 pp.

Bout, P. (1970). Absolute ages of some volcanic formations in the Auvergne and Velay areas and chronology of the European Pleistocene. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology 8: 95-106.

Bout, P. (1972). Absolute ages of some volcanic formations in the Auvergne and Velay areas and chronology of the European Pleistocene. In:

Geology and Fauna of the Lower and Middle Pleistocene of Europe. K. V. Nikiforova (Ed.). Academy of Sciences of the USSR, Moscow. pp: 7–24.

Brashares, J. S., Garland, T. & Arcese, P. (2000). Phylogenetic analysis of coadaptation in behavior, diet, and body size in the African antelope. *Behavioral Ecology* 11: 452-463.

Breda, M. (2002). Pleistocene fossil Alceini from Lombardy and Emilia Romagna (North Italy). *Memorie di Scienze Geologiche Universita di Padova* 54: 51–63.

Breda, M. (2005). The morphological distinction between the postcranial skeleton of *Cervalces/Alces* and *Megaloceros giganteus* and comparison between the two Alceini genera from the Upper Pliocene-Holocene of Western Europe. *Geobios* 38: 151-170.

Breda, M. (2008). Palaeoecology and palaeoethology of the Plio-Pleistocene genus *Cervalces* (Cervidae, Mammalia) in Eurasia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (3): 886-899.

Breda, M. & Marchetti, M. (2005). Systematical and biochronological review of Plio-Pleistocene Alceini (Cervidae; Mammalia) from Eurasia. *Quaternary Science Reviews* 24: 775-805.

Breda, M., Pini, R. & Ravazzi, C. (2005). The palaeoenvironment of *Cervalces latifrons* (Johnson, 1874) from Fornaci di Ranica (late Early Pleistocene, Northern Italy). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 216: 99–118.

Brenac, P. (1984). Végétation et climat de la Campanie du Sud (Italie) au Pliocène final d'après l'analyse pollinique des dépôts de Camerota. *Ecologia mediterranea* 10 (3-4): 207-216.

Brooke, V. (1878). On the classification of the Cervidae with a synopsis of the existing species. *Proceedings of the Zoological Society of London* 46 (1): 883-928.

Brown, J. H., Fox, B. J. & Kelt, D. A. (2000). Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *The American Naturalist* 156: 314–321.

Cantalapiedra, J. L., Hernández Fernández, M., Alcalde, G. M., Azanza, B., DeMiguel, D. & Morales, J. (2012). Ecological correlates of ghost lineages in ruminants. *Paleobiology* 38 (1): 101-111.

Cardillo, M. (2011). Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Philosophical transactions of the Royal Society* 366: 2545-2553.

Cardillo, M., Gittleman, J. L. & Purvis, A. (2008). Global patterns in the phylogenetic structure of island mammal assemblages. *Proceedings of the Royal Society* 275: 1549-1556.

Carlson, H., Halbertsma, J. & Zomlefer, M. (1979). Control of the trunk during walking in the cat. *Acta Physiologica Scandinavica* 105: 251-253.

Caro, T. (2007). Leaping in impala. *African Journal of Ecology* 46: 105-106.

Caro, T., Graham, C. M., Stoner, C. J. & Vargas, J. K. (2004). Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Animal Behaviour* 67: 205-228.

Carrano, M. T. (1999). What, if anything is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. *Journal of Zoology* 247: 29-42.

Carroll, R. L. (1988). Ungulates, edentates and whales. In: *Vertebrate Paleontology and Evolution*. R. L. Carroll (Ed.). W. H. Freeman and Co. New York, pp: 501–568.

Casinos, A., Bodini, R. & Renous, S. (1996). Locomotion of Capybara: biomechanical constraints and ecological role. *Annales des Sciences naturelles* 17 (3): 113-122.

Chaix, L. & Desse, J. (1981). Contribution à la connaissance de l'Elan (*Alces alces*, L.) postglaciaire du Jura et du Plateau Suisse - Corpus de mesures. *Quartär Jahrbuch für Erforschung des Eiszeitalters und der Steinzeit* 31/32: 139-190.

Chaline, J. (1997). Biostratigraphy and calibrated climatic chronology of the Upper Pliocene and Lower Pleistocene of France. In: *The Pleistocene boundary and the beginning of the Quaternary*. J. A. Van Couvering (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp: 178-182.

Chaline, J. & Michaux, J. (1974). Les Rongeurs du Pléistocène inférieur de France. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 78 (1): 89-97.

Clapham, W. B. (1973). *Natural Ecosystems*. The Macmillan Company, New York. 248 pp.

Clauss, M., Kaiser, T. M. & Hummel, J. (2008). The morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals. *Ecological Studies* 195: 47-88.

Clements, F. E. (1916). *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington. Publication 242, Washington, D.C. 512 pp.

CLIMAP Project Members (1976). The Surface of the Ice-Age Earth. *Science* 191: 1131-1137.

Colinvaux, P. (1993). *Ecology 2*. John Wiley and Sons, New York. 688 pp.

Combourieu-Nebout, N. (1987). Les premiers cycles glaciaire-interglaciaires en région méditerranéenne d'après l'analyse palynologique

de la série Plio-Pleistocène de Crotone (Italie méridionale). PhD dissertation. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier. 161 pp.

Combourieu-Nebout, N. (1990). Les cycles glaciaire-interglaciaire en region méditerranéenne de -2.4-1.1 Ma: analyse pollinique de la série de Crotone (Italie méridionale). *Paléobiologie continentale* 17: 35-59.

Combourieu-Nebout, N. (1993). Vegetation response to Upper Pliocene glacial/interglacial cyclicity in the Central Mediterranean. *Quaternary Research* 40: 228-236.

Coombs, W. P. (1978). Theoretical aspects of cursorial adaptations in dinosaurs. *The Quarterly Review of Biology* 53 (4): 393-418.

Cope, E. D. (1889). The mechanical causes of the development of the hard parts of the Mammalia. *Journal of Morphology*, 3 (2): 137-290.

Cortés, A. L. (1999). *Evolución tectónica reciente de la Cordillera Ibérica, Cuenca del Ebro y Pirineo Centro-Occidental*. PhD dissertation. Universidad de Zaragoza. 409 pp.

Couthures, J. (1989). The Senèze maar (French Massif Central): hypothesis regarding a catastrophe occurring about 1.5 million years ago. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 39: 207-210.

Cramér, H. (1946). *Mathematical Methods of Statistics*. Princeton: Princeton University Press. 282 pp.

Crégut-Bonnoure, E. & Guérin, C. (1996). Ordre des Artiodactyles; Famille des Bovidae. In: *Les grands Mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. C. Guérin & M. Patou-Mathis (Eds.). Masson, Paris, pp: 6-95.

Cregut-Bonnoure, E. & Valli, A. M. F. (2004). Les Bovidés du gisement pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios* 37(S1): S233-S258.

Croft, D. A. & Anderson, L. C. (2008). Locomotion in the extinct notoungulate *Protypotherium*. *Palaeontologia Electronica* 11 (1): 20.

Croitor, R. (2001). Functional morphology of small-sized deer from the early and middle Pleistocene of Italy: implication to the paleolandscape reconstruction. *La Terra degli Elefanti. Proceedings of the First International Congress*. Rome. pp: 97-102.

Croitor, R. (2006). Early Pleistocene small-sized deer of Europe. *Hellenic Journal of Geoscience* 41: 89-117.

Croitor, R. & Kaiser, T. M. (2002). Functional morphology and diet preferences of fossil deer and paleolandscape reconstruction of early Pleistocene of Ceyssaguet. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Band 32*: 465.

Croitor, R. & Bonifay, M. F. (2006). Étude préliminaire des cerfs du gisement Pléistocène inférieur de Ceyssaguet (Haute-Loire). *Paléo* 13: 129-144.

Croizet, J. B. & Jobert, A. (1828). *Recherches sur les ossements fossils du département du Puy-de-Dôme*. Clermont-Ferrand, Paris. 226 pp.

Crook, J. H. (1965). The adaptive significance of avian social organizations. *Symposia of the Zoological Society of London* 14: 181-218.

Crusafont-Pairo, M. & Truyols-Santonja, J. (1956). A biometric study in the evolution of fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314–332.

Cummins, K. W. (1974). Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24: 631-641.

Curran, S. C. (2012). Expanding ecomorphological methods: geometric morphometric analysis of Cervidae post-crania. *Journal of Archaeological Science* 39: 1172-1182.

- Dagg, A. I. (1973). Gaits in mammals. *Mammal Review* 3 (4): 135-154.
- Dagg, A. I. & de Vos, A. (1968a). The walking gaits of some species of Pecora. *Journal of Zoology* 155: 103-110.
- Dagg, A. I. & de Vos, A. (1968b). Fast gaits of pecoran species. *Journal of Zoology* 155: 499-506.
- Daams, R. & van der Meulen, A. (1984). Paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of micromammal faunal succesions in the Upper Oligocene and Miocene of North Central Spain. *Paléobiologie Continentale* 14: 209-217.
- Damuth, J. & MacFadden, B. J. (1990). *Body size in mammalian paleobiology*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 397 pp.
- de Bruijn, H., Daams, R., Daxner-Höck, G., Fahlbusch, V., Ginsburg, L., Mein, P. & Morales, J. with the contribution of Heinzmann, E., Mayhew, D.F., van der Meulen, A.J., Schmidt-Kittler, N. & Telles Antunes, M. (1992). Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy* 26 (2/3): 65–118.
- De Giuli, C. (1986). Late Villafranchian faunas of Italy: the Selvella Local Fauna in the southern Chiana Valley-Umbria. *Palaeontographia Italica* 74: 11-50.
- De Giuli, C. & Heintz, E. (1974): *Croizetoceros ramosus* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) de Montopoli, nouvel élément de la faune villafranchienne d'Italie. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali*, A (81): 241-251.
- de Vos, J., Made, J. van der, Athanassiou, A., Lyras, G., Sondaar, P. Y. & Dermitzakis, M. D. (2002). Preliminary note on the late Pliocene fauna from Vatera (Lesvos, Greece). *Annales Géologiques des Pays Helléniques* 39 (A): 37-70.

Debard, E. (2004). Stratigraphie et étude sédimentologique du gisement de Saint-Vallier. In: *Le Gisement Pliocène Final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. M. Faure & C. Guérin (Eds.), Geobios, Mémoire spécial 37 (26): S17–S43.

Debard, E., Faure, M. & Guérin, C. (1994). Stratigraphie du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 318: 1283-1286.

DeGusta, D. & Vrba, E. (2003). A method for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid astragali. *Journal of Archaeological Science* 30: 1009-1022.

DeGusta, D. & Vrba, E. (2005a). Methods for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid phalanges. *Journal of Archaeological Science* 32: 1099-1113.

DeGusta, D. & Vrba, E. (2005b). Methods for inferring paleohabitats from discrete traits of the bovid postcranial skeleton. *Journal of Archaeological Science* 32: 1115-1123.

Delpech, F. & Guérin, C. (1996). Ordre des Artiodactyles; Famille des Cervidae. In: *Les grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe*. C. Guérin y M. Pathou-Mathis (Eds.). Masson, Paris, pp: 47-62.

Delson, E. (1973). Fossil colobine monkeys of the Circum-Mediterranean region and the evolutionary history of the Cercopithecidae (Primates, Mammalia). PhD dissertation. Columbia University, New York. 856 pp.

Delson, E. & Plovers, D. (1975). *Paradolichopithecus*, a large terrestrial monkey (Cercopithecidae, Primates) from the Plio-Pleistocene of southern Europe and its importance for mammalian biochronology. Proceedings of the VIth session, Regional Committee Mediterranean Neogene Stratigraphy. Slovak Academy of Sciences, Bratislava, pp: 91-96

Delson, E., Faure, M., Guérin, C., Aprile, L., Argant, J., Blackwell, B. A. B., Evelyne, D., Harcourt-Smith, W., Martín-Suarez, E., Monguillon, A., Parenti, F., Pastre, J. F., Sen, S., Skinner, A. R., Swisher, C. C. & Valli, A. M. F. (2006). Franco-American renewed research at the Late Villafranchian locality of Senèze (Haute-Loire, France). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 256: 275-290.

DeMiguel, D., Fortelius, M., Azanza, B. & Morales, J. (2008). Ancestral feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evolutionary Biology* 8: 1-13.

DeMiguel, D., Azanza, B. & Morales, J. (2010) Trophic flexibility within the oldest Cervidae lineage to persist through the Miocene Climatic Optimum. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 289: 81-92.

DeMiguel, D., Azanza, B. & Morales, J. (2011). Paleoenvironments and paleoclimate of the Middle Miocene of central Spain: A reconstruction from dental wear of ruminants. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 302: 452-463.

Depéret, C. (1884): Nouvelles études sur les Ruminants Pliocènes et Quaternaires d'Auvergne. *Bulletin de la Societe Geologique de France* 3 (12): 247-284.

Di Stefano, G. & Petronio C. (1998). Origin and relationships among Dama-like cervids in Europe. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen* 207: 37-55.

Di Stefano, G. & Petronio C. (2000-2002). Systematics and evolution of the Eurasian Plio-Pleistocene tribe Cervini (Artiodactyla, Mammalia). *Geologica Romana* 36: 311-334.

Dubois, E. (1904a). Over een equivalent van het Cromer Forest-Bed in Nederland. *Kon. Academie van Wetenschappen, Verslag van de Gewone Vergadering der Wisen Naturukwrdige Afcleeling* 13: 243-251.

Dubois, E. (1904b). On an equivalent of the Cromer Forest Bed in The Netherlands. Proceedings Kon. Nederland Akademie Wetenschappen. Section Sciences 7 (3): 214-222.

Dubois, E. (1904c). Corrigenda en addenda bij de mededeeling van den Heer Eugène Dubois: "Over een equivalent van het Cromer Forest-Bed in Nederland". Kon. Academie van Wetenschappen, Verslag van de Gewone Vergadering der Wisen Naturukwrdige Afcleeling 13: 453-454.

Dubost, G. (1984). Comparison of the diets of frugivorous forest ruminants of Gabon. Journal of Mammalogy 65 (2): 298-316.

Dullemeijer, P. (1972). Explanation in morphology. Acta Biotheory 21: 260-273.

Dunn, R. & Rasmussen, T. (2007). Skeletal morphology and locomotor behavior of *Pseudotomus eugenei* (Rodentia, Paramyinae) from the Uinta Formation, Utah. Journal of Vertebrate Paleontology 27 (4): 987-1006.

Duvernois, M. P. (1989). Les *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien inférieur d'Europe occidentale. Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris 309 (2): 769-775.

Duvernois, M. P. (1990). Les *Leptobos* (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien d'Europe Occidentale. Systématique Évolution Biostratigraphie Paléoécologie. Documents des Laboratoires de Géologie Lyon 113: 1-213.

Duvernois, M. P. (1992). Mise au point sur le genre *Leptobos* (Mammalia, Arctidactyla, Bovidae). Implications biostratigraphique et phylogenetique. Geobios 25 (1): 155-166.

Duvernois , M. P. & Guérin, C. (1989). Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Villafranchien inférieur d'Europe occidentale. Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris 309 (2): 769-775.

Edgerton, W. F. (1936). Notes on the flying gallop. *Journal of American Oriental Society* 56 (2): 178-188.

Ehrlich, A. (1968). Les diatomées fossils des sédiments villafranchiens de Senèze (Haute-Loire, Massif central français). *Bulletin de l'Association française pour l'Étude du Quaternaire* 5: 257-280.

Eisenberg, J. F. (1981) *The Mammalian Radiation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 610 pp.

Eisenberg, J. F. & Redford, K.H. (1999). *Mammals of the Neotropics*. (Vol. 1 and Vol. 3). University of Chicago Press. Chicago; Illinois. 609 pp.

Eisenmann, V. (1979). Les métapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). *Géobios* 12 (6): 863-886.

Eisenmann, V. (1980). Les chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels: crânes et dents jugales supérieures. *Cahiers de Paléontologie*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 186 pp.

Eisenmann, V. (1981). Etude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Paleovertebrata* 10 (3-4): 127-226.

Eisenmann, V. (1984). Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla) et leurs implications paléoécologiques. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4ème série, 8C (2): 185-195.

Eisenmann, V. & Guérin, C. (1984). Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. *Géobios, Mémoire spécial* 8: 69-74.

Elhai, H. (1969). La flore sporo-pollinique du gisement villafranchien de Senèze (Massif Central). *Pollen et spores* 11 (1): 127-140.

Emerson, B. C. & Gillespie, R. G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 619 – 630.

English, A. W. (1980). The functions of the lumbar spine during stepping in the cat. *Journal of Morphology* 165: 55-66.

Eronen, J. T., Evans, A. R., Fortelius, M. & Jenrvall, J. (2010). The impact of regional climate on the evolution of mammals: a case study of fossil horses. *Evolution* 64 (2): 398-408.

Estes, R. D. (1991). *The behavior guide to African Mammals*. University of California Press. Berkley. 611 pp.

Evans, E. M. N., Van Couvering, J. A. H. & Andrews, P. (1981). Palaeoecology of Miocene sites in Western Kenya. *Journal of Human Evolution* 10: 99–116.

Falconer, H. (1868). *Paleontological memoirs and notes of the late Hugh Falconer with a biographical sketch of the author*. Vol. 2. R. E. Murchison (Ed.). Hardwicke, London. 675 pp.

Fauquette, S., Quézel, P., Guiot, J. & Suc, J. P. (1998). Signification bioclimatique de taxons-guides du Pliocene Mediterranéen. *Geobios* 31 (2): 151-169.

Faure, M. & Guérin, C. (1979). Le problème de l'hippopotame villafranchien de Senèze (Haute-Loire, France) et ses implications biostratigraphiques. 7ème R.A.S.T., Lyon, Avril 1979. Société géologique de France (Paris). 184 pp.

Faure, M. & Guérin, C. (1984). *Sus strozzi* et *Sus scrofa*, deux mamifères artiodactyles marqueurs des paléoenvironnements. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 48: 215-228.

Faure, M. & Guérin, C., et coll. (1999). Rapport sur les campagnes de fouilles 1996-1999 dans le gisement paleontologique villafranchien moyen de Montrebut à Saint-Vallier. Direction Régionale des Affaires Culturels, Lyon. (inédit).

Faure, M., Guérin, C., Delson, E. et coll. (2004). Rapport sur l'opération de fouille programmée annuelle dans le gisement paléontologique villafranchien supérieur de Senèze à Domeyrat, Haute-Loire. D.R.A.C., Lyon. 98 pp.

Fernández de Bobadilla, F. (1963). El yacimiento de mamíferos fósiles de Villarroya. *Berceo*, 67: 211-220; *Berceo*, 69: 387-394; *Berceo*, 70: 29-54; *Berceo*, 72: 257-272, Instituto de Estudios Riojanos. Logroño.

Fernández, P. & Crégut-Bonnoure, E. (2007). Les Caprinae (Rupicaprini, Ovibovini, Ovini et Caprini) de la séquence pléistocène de Kozarnika (Bulgarie du Nord): morphométrie, biochronologie et implications phylogéniques. *Revue de Paléobiologie* 26 (2): 425-503.

Ferretti, M. P. & Croitor, R. (2001). Functional morphology and ecology of Villafranchian Proboscideans from Central Italy. *The World of Elephants. International Congress, Rome*. pp: 103-108.

Fischer, M. S. & Blickhan, R. (2006). The tri-segmented limbs of therian mammals: kinematics, dynamics and self-stabilization - a review. *Journal of Experimental Zoology* 305A: 935-952.

Fischer, M. S., Schilling, N., Schmidt, M., Haarhaus, D. & Witte, H. (2002). Basic limb kinematics of small therian mammals. *The Journal of Experimental Biology* 205: 1315-1338.

Fleagle, J. G. (1976). Locomotion and posture of the Malayan siamang and implications for hominoid evolution. *Folia Primatologica* 26 (4): 245-269.

Fleming, T. H. (1973). Numbers of mammal species in north and central America forest communities. *Ecology* 54 (3): 555-563.

Forsten, A. (1998). The fossil horses (Equidae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene of Liventsovka near Rostov-Don, Russia. *Géobios* 31 (5): 645–657.

Forster, A. (1926). Possibilités d'adaptation de l'astragale aux exigences de la statique du pied dans la série des mammifères. *Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie* 5: 141-159.

Fornos, J. J. & Pons-Moya J. (1982). Icnitas de *Myotragus balearicus* del yacimiento de Ses Piquetes (Santanyi, Mallorca). *Bolletí de la Societat d'Història Natural de Les Balears* 26: 135-144.

Fortelius, M. (1985). Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180: 1–76.

Fortelius, M. & Solounias, N. (2000). Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates* 3301: 1-36.

Fortelius, M., Eronen, J., Liu, L., Pushkina, D., Tesakov, A., Vislobokova, I. & Zhang, Z. (2006). Late Miocene and Pliocene large land mammals and climatic changes in Eurasia. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 238: 219–227.

Franz-Odenaal, T. A. & Solounias, N. (2004). Comparative dietary evaluations of an extinct giraffid (*Sivatherium hendeyi*) (Mammalia, Giraffidae, Sivatheriinae) from Langebaanweg, South Africa (early Pliocene). *Geodiversitas* 26 (4): 675-685.

Franzen, J. L. (1981). Das erste Skelett eines Dichobuniden (Mammalia, Artiodactyla), geborgen am mitteleozänen Ölschiefern der 'Grube Messel' bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen). *Senckenbergiana lethaea* 61 (3/6): 299-353.

Franzen, J. L. (1983). Ein zweites Skelett von Messelobunodon (Mammalia, Artiodactyla, Dichobunidae) aus der 'Grube Messel' bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen). *Senckenbergiana lethaea* 64 (5/6): 403-445.

Frischia, A. R., Van Valkenburgh B. & Biknevicius, A. R. (2006). An ecomorphological analysis of extant small carnivorans. *Journal of Zoology* 272 (1): 82-100.

Fujiwara, S., Endo, H. & Hutchinson, J. R. (2011). Topsy-turvy locomotion: biomechanical specializations of the elbow in suspended quadrupeds reflect inverted gravitational constraints. *Journal of Anatomy* 219: 176-191.

Gambaryan, P. P. (1974). *How Mammals run*. John Wiley and Sons Inc. New York. 367 pp.

Garland, T. Jr. (1983). Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. *The American Naturalist* 121(4): 571-587.

Garland, T. Jr. & Janis, C. M. (1993). Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals? *Journal of Zoology* 229: 133-151.

Garrido, G. (2008a). Generalidades sobre los artiodáctilos del Villafranquiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. In: *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Cuadernos del Museo Geominero, nº 10. A. Arribas (Ed.), Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp: 279-335.

Garrido, G. (2008b). La asociación de los géneros *Croizetoceros*, *Metacervoceros* y *Eucladoceros* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) en el yacimiento de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada). In: *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el*

Proyecto Fonelas. Cuadernos del Museo Geominero, nº 10. A. Arribas (Ed.), Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp: 365-396.

Garrido, G. (2008c). La muestra más moderna y completa conocida de *Gazellospira torticornis* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) en el Plioceno superior terminal de Europa occidental (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, España). In: *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Cuadernos del Museo Geominero, nº 10. A. Arribas (Ed.), Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp: 413-460.

Garrido, G. (2008d). Primera cita de *Leptobos etruscus* (Falconer, 1868) (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) en la Península Ibérica (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). In: *Vertebrados del Plioceno terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el proyecto Fonelas*. Cuadernos del Museo Geominero, nº 10. A. Arribas (Ed.), Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp: 489-516.

Gasc, J. P. (2001). Comparative aspects of gait, scaling and mechanics in mammals. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 131: 121-133.

Gaudry, A. (1906). *Fossiles de Patagonie. Les attitudes de quelques animaux*. Annales de Paléontologie. Publiees sous la direction de Marcellin Boule. Tome I. pp: 1-42.

Gautier, F. & Heintz, E. (1974). Le gisement villafranchien de La Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle 3o série* 228: 113-136.

Geist, V. (1998). *Deer of the World. Their Evolution, Behavior and Ecology*. V- Geist (Ed.). Stackpole Books. New York. 421 pp.

Gentry, A. W. (1970). The Bovidae (Mammalia) of the Fort Ternan fossil fauna. In: *Fossil Vertebrates of Africa Vol. II*. S. B. Leakey & R. J. G. Savage (Eds.). Academic Press, London, pp: 243-324.

Gentry, A. W., Rössner, G. E. & Heizmann, E. P. J. (1999). Suborder Ruminantia. In: *The Miocene Land Mammals of Europe*. G. E. Rössner & K. Heissig, (Eds.). München, Verlag Dr. F. Pfeil. pp: 225–258.

Geraads, D. (1992). Phylogenetic analysis of the tribe Bovini (Mammalia: Artiodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 104: 193-207.

Gingerich, P. D., Russell, D. E. & Wells, N. A. (1990). Astragalus of *Anthracobune* (Mammalia, Proboscidea) from the Early-Middle Eocene of Kashmir. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 28 (3): 71-77.

Ginsburg, L., Morales, J. & Soria, D. (2001). Les Ruminantia (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène des Bugti (Balouchistan, Pakistan). *Estudios Geológicos* 57: 155–170.

Gloobe, H. (1989). *Anatomía aplicada del bovino*. IICA (Ed.). San José (C.R.). 226 pp.

Godinot, M. (1981). Les mammifères de Rians (Eocène inf., Provence). *Palaeovertebrata* 10 (2): 43-126.

Gómez Cano, A. R., Hernández Fernández, M. & Álvarez-Sierra, M. A. (2011). Biogeographic provincialism in rodent faunas from the Iberoccitanian Region (southwestern Europe) generates severe diachrony within the Mammalian Neogene (MN) biochronologic scale during the Late Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 307: 193-204.

Greenacre, M. J. & Vrba, E. S. (1984). Graphical display and interpretation of antelope census data in African wildlife areas, using correspondence analysis. *Ecology* 65: 984-997.

Gregory, W. K. (1912). Notes on the principles of quadrupedal locomotion and the mechanism of the limbs in hoofed animals. *Annals of the New York Academy of Sciences* 22: 267-294.

Groves, C. & Grubb, P. (2011). *Ungulate taxonomy*. C. Groves (Ed.). The Johns Hopkins University Press; 1st. edition. Maryland. 336 pp.

Groves, C. P., Wang, Y. & Grubb, P. (1995). Taxonomy of musk deer, genus *Moschus* (Moschidae, Mammalia). *Acta Theriologica Sinica* 15: 181–197.

Grubb, P. (1993). Order Artiodactyla. In *Mammal Species of the World*. D. E. Wilson and D. M. Reeder (Eds.). Smithsonian Institution Press, Washington. pp: 377–414.

Grubb, P. (2000). Valid and invalid nomenclature of living and fossil deer, Cervidae. *Acta Theriologica* 45: 289–307.

Grubb, P. (2001). Review of family-group names of living bovids. *Journal of Mammalogy* 82: 374–388.

Guérin, C. (1965). *Gallogoral* (nov. gen.) *meneghinii* (Rütimeyer, 1878) un rupicapriné du Villafranchien d'Europe occidentale. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculte des Sciences de Lyon*, 11. 353 pp.

Guérin, C. (1980). Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 79 (3). 1185 pp.

Guérin, C. (1982). Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios* 15 (4): 593-598.

Guérin, C. (1998). Mammifères, datations et paleoenvironnements en préhistoire (Wild mammals and prehistory). *Quaternaire* 9 (4): 249-260.

Guérin, C. & Faure, M. (2002). The Mid-Villafranchian mammals of Saint-Vallier (Drôme, France). 1st International Workshop on Late Plio/Pliostocene extinction and evolution in the Palearctic. The Vatera

Fauna, Polichnitos (Lesbos, Grèce). *Annales géologiques des Pays helléniques* 39: 197-220.

Guérin, C., Faure, M., Argan, A., Argant, J., Crégut-Bonnoure, E., Debard, E., Delson, E., Eisenmann, V., Hugueney, M., Limondin-Lozouet, N., Martín-Suárez, E., Mein, P., Mourer-Chauviré, C., Parenti, F., Pastre, J. F., Sen, S & Valli, A. (2004). Le gisement pliocène supérieur de Saint Vallier (Drôme, France): synthèse biostratigraphique et paléoécologique. *Geobios* 37: S349-S360.

Guiot, J., de Beaulieu, J. L., Cheddadi, R., David, F., Ponel, P. & Reille, M. (1993). The climate in Western Europe during the last glacial/interglacial cycle derived from pollen and insect remains. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 103: 73–93.

Hackert, R. (2002). Dynamics of the pikas' half-bound – spinal flexion contributes to dynamic stability. Aspects of sagittal bending of the spine in small mammals. PhD dissertation. Biological-Pharmaceutical Faculty, Friedrich-Schiller-University of Jena.

Hamilton, W. R. (1973). The Lower Miocene ruminants of Gebel Zelten, Libya. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 21: 75–150.

Harvey, P. H. (1982). On rethinking allometry. *Journal of Theoretical Biology* 95: 37-41.

Hassanin, A. & Douzery, E. J. P. (2003). Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia and the alternative position of the Moschidae. *Systematic Biology* 52 (2): 206-228

Hayek, L. A., Bernor, R. L., Solounias, N. & Steigerwald, P. (1992). Preliminary studies of hipparionine horse diet as measured by tooth microwear. *Annales Zoologici Fennici* 28:187–200.

Heckner, U., 1982. Vergleichende Untersuchungen des Bewegungsverhaltens einiger ursprünglicher Ruminantia. Zoologische Anzeiger 209(5/6): 283-293.

Heglund, N. & Taylor, C. R. (1988). Speed, stride frequency and energy cost per stride: how do they change with body size and gait? Journal of Experimental Biology 138: 301-318.

Heintz, E. (1964). Un nouveau Rupicaprinae fossile du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). Comptes rendus sommaires des Séances de la Société Géologique de France 1964: 373-374.

Heintz, E. (1966). La présence de *Gazellospira torticornis* Aymard (Ruminant) dans le gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). Essai de répartition géographique et stratigraphique. Bulletin de la Société Géologique de France 7 (7): 25-30.

Heintz, E. (1967). Données préliminaires sur les cervidés Villafranchiens de France et d'Espagne. Colloques Internationaux du CNRS 163: 539-552.

Heintz, E. (1968). Principaux résultats systématiques et biostratigraphiques de l'étude des cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences 266D: 2184-2186.

Heintz, E. (1970). Les Cervidés villafranchiens de France et D'Espagne. Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle. Série C, Sciences de la Terre, 22. 303 pp.

Heintz, E. (1971). *Gazella deperdita* (Gervais), 1847 (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Pontien du Mont Lubéron, Vaucluse, France. Annales de Paléontologie 2: 209-229.

Heintz, E. (1972). Apports de la biométrie à la biostratigraphie des mammifères fossiles. Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières 77: 395-399.

Heintz, E. (1974). Les populations de *Croizetoceros ramosus* (Cervidae, Mammalia) dans le temps et dans l'espace. Bulletin de la Société Géologique de France 16 (4): 411-417.

Heintz, E. (1975). *Gazella borbonica* (Bovidae, Mammalia) et l'âge Pliocène du gisement de Las Higuieruelas (Alcolea de Calatrava, Ciudad Real, Espagne). Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 78: 219-224.

Heintz, E. (1976). Le bois de *Croizetoceros ramosus pueblensis*, Cervidé de la faune villafranchienne de La Puebla de Valverde, Teruel (Espagne). Estudios Geológicos 32: 569-572.

Heintz, E. & Dubar, M., (1981). Place et signification des dépôts villafranchiens de Moustiers-Ségriès et faune de Mammifères de Cornillet (Alpes de Haute-Provence). Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, sér. 4, 3, C, 4: 363-397.

Heintz, E., Guérin, C., Martin, R. & Prat, F. (1974). Principaux gisements villafranchiens de France: listes fauniques et biostratigraphie. Mémoires du Bureau pour la Recherche Géologique et Minéraire 78: 131-135.

Helmer, D. & Rocheteau, M. (1994). Atlas du squelette appendiculaire des principaux genres holocènes de petits ruminants du nord et la Méditerranée et du Proche-Orient (*Capra*, *Ovis*, *Rupicapra*, *Capreolus*, *Gazella*). In: *Fiches d'Ostéologie animale pour l'Archéozoologie*. J. Desse & N. Desse-Berset (Eds.). Série B: Mammifères, APDCA éditeur. pp: 1-21.

Hernández Fernández, M. (2001). Bioclimatic discriminant capacity of terrestrial mammal faunas. Global Ecology and Biogeography 10 (2): 113-128.

Hernández Fernández, M. (2006). Rodent paleofaunas as indicators of climatic change in Europe during the last 125,000 years. Quaternary research 65: 308-323.

Hernández Fernández, M. & Peláez-Campomanes, P. (2003). The bioclimatic model: a method of palaeoclimatic qualitative inference based on mammal associations. *Global Ecology and Biogeography* 12 (6): 507-517.

Hernández Fernández, M. & Vrba, E. (2005). A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants. *Biological Reviews* 80: 269-302.

Hernández Fernández, M., Álvarez Sierra, M. A. & Peláez-Campomanes, P. (2007). Bioclimatic analysis of rodent palaeofaunas reveals severe climatic changes in Southwestern Europe during the Plio-Pleistocene. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 251: 500-526.

Hernández Fernández, M., Alcalde, G. M., DeMiguel, D., García-Yelo, B. & Azanza, B. (2009). Functional groups in ruminants as environmental proxies. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (3): 113.

Hildebrand, M. (1959). Motions of the running cheetah and horse. *Journal of Mammalogy* 40: 481-495.

Hildebrand, M. (1974). *Analysis of Vertebrate Structure*. John Wiley and Sons, Inc., New York. 710 pp.

Hildebrand, M. (1975). Analysis of tetrapod gaits: general considerations and symmetrical gaits. *Advances in Behavioral Biology* 18: 203-236.

Hildebrand, M. & Hurley, J. P. (1985). Energy of the oscillating legs of a fast-moving cheetah, pronghorn, jackrabbit and elephant. *Journal of morphology* 184: 23-31.

Hillenius, W. J. (1992). The evolution of nasal turbinates and mammalian endothermy. *Paleobiology* 18: 17-29.

Hixson, S. (1998). Paleohabitat reconstruction of fossil hominoid sites using modern mammalian community analogs. Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley.

Hooijer, D. A. (1945): A fossil gazelle (*Gazelle schreuderae* nov. sp.) from the Netherlands. *Zoologische Mededelingen* 25 (9): 55-64.

Hopkins, S. S. B. (2003). Parallel adaptive radiations in four lineages of Aplodontoid rodents: a case study in the evolution of hypsodonty. *Geological Society of America* 34: 418.

Howell, A. B. (1944). *Speed in animals. Their specialization for running and leaping*. Chicago: University of Chicago Press. 270 pp.

Huffman, B., (2005). www.ultimateungulate.com

Huntley, B. & Webb, T. (1988). *Vegetation history*. B. Huntley & T. Webb (Eds.). Kluwer Academic. Dordrecht. Netherlands. 828 pp.

Hussain, T. S., Sondaar, P. Y. & Ibrahim Shah, S.M. (1983). *Fossil mammal bones of Pakistan, a field atlas. Part I: The artiodactyl astragalus*. Memoirs of the Geological Survey of Pakistan. 15 pp.

Hutchinson, J. H., (1982). Turtle, crocodilian, and champsosaur diversity changes in the Cenozoic of the north-central region of western United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 37: 149-164.

Iriarte-Diaz, J. (2002). Differential scaling of locomotor performance in small and large terrestrial mammals. *The Journal of Experimental Biology* 205: 2897-2908.

Iwaniuk, A. N. & Whishaw, I. Q. (2000). On the origin of skilled forelimb movements. *Trends in Neuroscience* 23: 372-376.

James, F. C. 1983. Environmental component of morphological differentiation in birds. *Science* 221:184-186.

Janis, C. M. (1984a). The use of fossil ungulate communities as indicators of climate and environment. *Geological Journal Special Issues* 11: 85-104.

Janis, C. M. (1984b). Tragulids as living fossils. In: *Living Fossils*. N. Eldredge & S. M. Stanley (Eds.). Casebooks in Earth Sciences, New York, pp: 87-94.

Janis, C. M. (1988a). An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. In: *Teeth Revisited*. D. E. Russell, J. P. Santoro & D. Sigogneau-Russell (Eds.). Proceedings of the VII International Symposium on Dental Morphology, Paris, 1986. Mémoires du Museum d'Histoire Naturelle, Paris. Série. C, Sciences de la Terre 53: 367-387.

Janis, C. M. (1988b). New ideas in ungulate phylogeny and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 3 (11): 291-297.

Janis, C. M. (1990). Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences: a comparison of macropodoid and ungulate mammals. *Memoirs of the Queensland Museum* 28: 349-366.

Janis, C. M. (1993). Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 467-500.

Janis, C. M. (1995). Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. In: *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. J. J. Thomason (Ed.). Cambridge University Press, Cambridge, pp: 76-98.

Janis, C. & Fortelius, M. (1988). On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological Reviews* 63: 197-230.

Janis, C. & Manning, E. (1998). Antilocapridae. In: *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Vol. 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates and Ungulatelike Mammals*. C. M. Janis, K. M. Scott & L. L. Jacobs (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp: 491-507.

Janis, C. M., Damuth, J., Theodor, J. M. (2002). The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hoofed mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177(1-2): 183-198.

Janis, C. M., Damuth J., Theodor J. M. (2004). The species richness of Miocene browsers, and implications for habitat type and primary productivity in the North American grassland biome. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 371-398.

Jarman, P. J. (1974). The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48 (3-4): 215-267.

Jenkins, F. A. (1974). *Primate Locomotion*. F. A. Jenkins (Ed.). London Academic Press, New York. pp. 1-390.

Jenkins, F. A., & Camazine, S. M. (1977). Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *Journal of Zoology* 181: 351-370.

Jennings, D. J., Gammell, M. P., Carlin, C. M. & Hayden, T. J. (2003). Is the parallel walk between competing male fallow deer, *Dama dama*, a lateral display of individual quality? *Animal Behaviour* 65: 1005-1012.

Ji, Q., Luo, Z. X., Yuan, C. X., Wible, J. R., Zhang, J. P. & Georgi, J. A. (2002). The earliest known eutherian mammal. *Nature* 416: 816-822.

Jiménez-Moreno, G., Fauquette, S. & Suc, J. P. (2010). Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 403-415.

Jones, M. (2003). Convergence in ecomorphology and guild structure among marsupial and placental carnivores. In: *Predators with pouches*. M.

Jones, C. Dickman, & M. Archer (Eds). Collingwoog, Australia: CSIRO Publishing. pp: 285–296.

Kahlke, R. D. (1997). Die Cerviden-Reste aus dem Untepleistozän von Untermassfeld. In: *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)* 1. R. D. Kahlke (Ed.). Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz, pp: 181- 276.

Kahlke, R. D., García, N., Kostopoulos, D. S., Lacomat, F., Lister, A. M., Mazza, P. P. A., Spassov, N. & Titov, V. V. (2011). Western Palaeoarctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews* 30 (11-12): 1368-1395.

Kaiser, T. M. & Croitor, R. (2004). Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceyssaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas* 26 (4): 661-674.

Kaiser, T. M. & Rössner, G. E. (2007). Dietary resource partitioning in ruminant communities of Miocene wetland and karst palaeoenvironments in Southern Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 252: 424-439

Kamilar, J. M. & Guidi, L. M. (2010). The phylogenetic structure of primate communities: variation within and across continents. *Journal of Biogeography* 37: 801-813.

Kappelman, J. (1984). Plio-Pleistocene environments of Bed I and Lower Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 48: 171-196.

Kappelman, J. (1986). Plio-Pleistocene marine-continental correlation using habitat indicators from Olduvai Gorge, Tanzania. *Quaternary Research* 25: 111–119.

Kappelman, J. (1988). Morphology and locomotor adaptations of the bovid femur in relation to habitat. *Journal of Morphology* 198: 119-130.

Kappelman, J. (1991). The paleoenvironment of Kenyapithecus at Fort Ternan. *Journal of Human Evolution* 20 (2), 95-129.

Kappelman, J., Plummer, T., Bishop L. C., Duncan, A. & Appleton, S. (1997). Bovids as indicators of Plio-Pleistocene paleoenvironments in East Africa. *Journal of Human Evolution* 32: 229-256.

Kappelman, J., Rasmussen, D. T., Sanders, W. J., Feseha, M., Bown, T., Copeland, P., Crabaugh, J., Fleagle, J., Glantz, M., Gordon, A., Jacobs, B., Maga, M., Muldoon, K., Pan, A., Pyne, L., Richmond, B., Ryan, T., Seiffert, E. R., Sen, S., Todd, L., Wiemann, M. C. & Winkler, A. (2003). Oligocene mammals from Ethiopia and faunal exchange between Afro-Arabia and Eurasia. *Nature* 426: 549-552.

Kay, R. F. (1975). The functional adaptation of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 43, 195-216.

Kingdon, J. (1997). *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. A & C Black Publishers (Ed.). Academic Press. California. 465 pp.

Klotz, S., Fauquette, S., Combourieu-Nebout, N., Uhl, D. Suc, J. P. & Mosbrugger, V. (2006). Seasonality intensification and long-term winter cooling as part of the Late Pliocene climate development. *Earth and Planetary Science Letters* 241: 174-187.

Köhler, M. (1993). *Skeleton and Habitat of recent and fossil Ruminants*. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 88 pp.

König, H. E. & Liebich, H. G. (2005). *Anatomía de los animales domésticos. Aparato locomotor. Tomo I*. Ed. Médica Panamericana. Buenos Aires. 304 pp.

Kostopoulos, D. S. (1996). The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (N. Greece). Systematics, palaeocology, biochronology, biostratigraphy. PhD dissertation. University of Thessaloniki. Grece. 612 pp.

Kostopoulos, D. S. (1997). The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrate, Mammalia) of Macedonia 1. The fossiliferous site "Apollonia-1", Mygdonia basin of Greece. *Geodiversitas*, 19 (4): 845-875.

Kostopoulos, D. S. & Athanassiou, A. S. (1997): Les Gazelles du Pliocène moyen-terminal de la Grèce continentale (Macédoine, Thessalie). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. Abhandlungen, 23: 413-430.

Kostopoulos, D. S. & Athanassiou, A. (2005). In the shadow of bovids: suids, cervids and giraffids from the Plio-Pleistocene of Greece. *Quaternaire*, Hors-Série 2: 179-190.

Kostopoulos, D. S. & Koufos, G. D. (1994). The Plio-Pleistocene artiodactyls of Macedonia (Northern Greece) and their biostratigraphic significance, preliminary report. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences Paris*, 318, sér. 2: 1267-1272.

Kotsakis, T., Abbazzi, A., Angelone, C., Argenti, P., Barisone, G., Fanfani, F., Marcolini, F. & Masini, F. (2003). Plio-Pleistocene biogeography of italian mainland micromammals. *Deinsea* 10: 313-342.

Koufos, G. (2001). The Villafranchian mammalian faunas and biochronology of Greece. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana* 40 (2): 217-223.

Kovarovic, K. & Andrews, P. (2007). Bovid postcranial ecomorphological survey of the Laetoli paleoenvironment. *Journal of Human Evolution* 52: 663-680.

Kriegs, J. O., Churakov, G., Kieffmann, M., Jordan, U., Brosius, J. & Schmitz, J. (2006). Retroposed Elements as Archives for the Evolutionary History of Placental Mammals. *PLoS Biol* 4 (4): e91.

Krogh, D. (2007). *A brief guide to biology*. D. Krogh (Ed.). Pearson Prentice Hall. New Jersey. 648 pp.

Kumar, K., Rose, K. D., Rana, R. S., Singh, L., Smith, T. & Sahni, A. (2010). Early Eocene Artiodactyls (Mammalia) from Western India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(4): 1245-1274.

Kunst, C. E. (1937). *Die Niederländischen Pleistozänen Hirsche*. PhD dissertation. Leiden University. 126 pp.

Kurtén, B. (1968). *Pleistocene mammals of Europe*. Weidenfeld & Nicolson (Eds.). London, 111 pp.

LaBarbera, M. (1989). Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 97-117.

Lacombat, F., Abbazzi, L., Ferretti, M. P., Martínez-Navarro, B., Moullé, P. E., Palombo, M. R., Rook, L., Turner A. & Valli A. M. F. (2008). New data on the Early Villafranchian fauna from Viallette (Haute-Loire, France) based on the collection of the Crozatier Museum (Le Puy-en-Velay, Haute-Loire, France). *Quaternary International* 179: 64-71.

Lacoste, A. & Salanon, R. (1973). *Éléments de biogéographie*. F. Nathan (Ed.). Paris. 189 pp.

Laplana, C., Muñoz, A. & Pueyo, E. (1999) New paleontological and paleomagnetic data about the age of the Villarroja fossil mammal site (La Rioja, Spain; Late Pliocene). IV European Workshop on Vertebrate Paleontology. Albarracín, Spain. Abstracts, p 59.

Lauder, G. V. (1983). Functional and morphological bases of trophic specialization in sunfishes (Teleostei, Centrarchidae). *Journal of Morphology* 178: 1-21.

Lee, D. V. & Biewener, A. A. (2011). BigDog-inspired studies in the locomotion of goats and dogs. *Integrative and Comparative Biology* 51 (1): 190-202.

Legendre, S. (1986). Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata* 16 (4): 191-212.

Lehmann, U. (1957). Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg* 26, 60-99.

Leinders, J. (1979) On the osteology and function of the digits of some ruminants and their gearing on taxonomy *Zeitschrift für Saugetierkunde* 44: 305-318.

Leinders, J. & Sondaar, P. (1974). On functional fusion in footbones of Ungulates. *Zeitschrift Für Saugetierkunde* 39: 109–115.

Leroy, S. & Seret, G. (1992). Duration and vegetation dynamic of the Nogaret interglacial (1.9 Ma. S of France): tentative correlation with stage 75. In: *Start of a Glacial*. G. J. Kukla & E. Went (Eds.). Springer Verlag. NATO ASI Series, 1 (3): 113-125.

Leuthold, W. (1978). On the ecology of the Generuk *Litocranius walleri*. *The Journal of Animal Ecology* 47(2): 561-580.

Lewontin, R. C. (1978). Adaptation. *Scientific American* 239: 212-230.

Lieth, H. (1975). Primary productivity of the major vegetation units of the world. In: *Primary Productivity of the Biosphere*. H. Lieth, & R. H. Whittaker, (Eds.). Springer, Berlin, pp: 203–215.

Lilje, K. E., Tardieu, C. & Fischer, M. S. (2003). Scaling of long bones in ruminants with respect to the scapula. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 41(2): 118-126.

Lister, A. M. (1993). The stratigraphical significance of deer in the Cromer Forest-Bed Formation. *Journal of Quaternary Science* 8 (2): 95–108.

Lloyd, A. H., Armbruster, W. S. & Edwards, M. E. (1994). Ecology of a steppe-tundra gradient in interior Alaska. *Journal of Vegetation Science* 5: 897–912.

Lovegrove, B. G. (2004). Locomotor mode, maximum running speed, and basal metabolic rate in placental mammals. *Physiological and Biochemical Zoology* 77(6): 916–928.

Lucas, P. W. (1979). The dental-dentary adaptations of mammals. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte*. 8: 486–512.

MacDonald, D. (2001). *The new encyclopedia of mammals*. D. MacDonald (Ed.). Oxford University Press Oxford. 930 pp.

MacFadden, B. J., Solounias, N. & Cerling, T. E. (1999). Ancient diets, ecology, and extinction of 5-million-year-old horses from Florida. *Science* 283: 824–827.

Made, J. van der (1996). The genus *Dama* at the dawn of the Quaternary. INQUA- SEQS '96. The Dawn of the Quaternary, palaeoenvironment, stratigraphy and climate. Abstracts: 62.

Made, J. van der (1998). Ungulates from Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain). *Quaternaire* 9 (4): 267–281.

Mai, D. H. (1989). Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution* 162: 79–91.

Maier, W. (1984). Tooth morphology and dietary specialization. In: *Food acquisition and processing in primates*. Chivers, D.J., Wood, B.A. & Bilsborough, A. (Eds). New York: Plenum Press. pp: 303–330.

- Manduell K. L., Morrogh-Bernard, H. C. & Thorpe, S. K. S. (2011). Locomotor behaviour of wild orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) in disturbed peat swamp forest, Sabangau, Central Kalimantan, Indonesia. *American Journal of Physical Anthropology* 145 (3): 348-359.
- Maquet, P. (1989). Borelli: De Motu Animalium. A first treatise on biomechanics. *Acta Orthopaedica Belgica* 55 (4): 541-546.
- Marey, J. E. (1879). *Animal mechanism: a treatise on terrestrial and aerial locomotion*. The International Scientific Series Vol. XI. Appleton and Co. (Ed.). New York. 283 pp.
- Margalef, R. (1962). *Comunidades naturales*. Instituto de Biología Marina de la Universidad de Puerto Rico. Mayagüez. 469 pp.
- Margalef, R. (1974). *Ecología*. Omega (Ed). Barcelona. 951 pp.
- Marsh, O. C. (1894). Description of Tertiary Artiodactyls. *American Journal of Science (Third Series)* 48284: 259-274.
- Martin, R. (1973). Trois nouvelles espèces de Caninae (Carnidae, Carnivora) des gisements plio-villafranchiens d'Europe. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 57: 87-96.
- Martinez, J. N. & Sudre, J. (1995). The astragalus of Paleogene artiodactyls: comparative morphology, variability and prediction of body mass. *Lethaia* 28: 197-209.
- Masini, F. (1989). I Bovini Villafranchiani dell'Italia. PhD dissertation, University of Modena and Florence. 152 pp.
- Matthew, W. D. (1904). A complete skeleton of *Merycodus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 20: 101-129.
- Maul, L. C. (2004). The arvicolids of the old collection of Senèze reconsidered. In: *Late Neogene and Quaternary biodiversity and evolution*:

Regional developments and interregional correlations. L.C. Maul, & R.D. Kahlke (Eds.). Conference Volume. 18th International Senckenberg Conference. VI International Paleontological Colloquium in Weimar. Weimar (Germany), 25th- 30th April, 2004, Terra Nostra, Berlin, pp: 168-169.

Maul, L. C., Masini, F., Abbazzi, L. & Turner, A. (1998): The use of different morphometric data for absolute age calibration of some South and Middle European arvicolid populations. *Paleontographia Italica* 85: 111–151.

Mayet, L. & Roman, F. (1923). Les Éléphants pliocènes. Première partie. *Elephas planifrons* Falcones des sables de Chagny et faunes de Mammifères d'âge Villafranchien-Saint-Prestien. *Annales de la Université de Lyon, n.s., I Sciences, Médecine-fascicule*, 42: 1-87.

McKenna, M.C. & Bell, S.K. (1997). *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York. 631 pp.

McMahon, T. (1975). Allometry and biomechanics: limb bones in adult ungulates. *The American Naturalist* 109 (969): 547-563.

Meachen-Samuels, J. & Van Valkenburgh, B. (2009). Forelimb indicators of prey-size preference in the Felidae. *Journal of Morphology*, 270: 729-744.

Mein, P. (1975a). Résultats du groupe de travail des vertébrés: biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. In: *Report on Activity of the Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy, Working Groups*, Senes, J. (Ed.), Bratislava, pp. 77–81.

Mein, P. (1975b). Report on activity RCMNS-Working groups (1971-1975) (1971-1975). IUGS, Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy, 78-81, Bratislava.

Mein, P. (1979). Rapport d'Activité du Groupe de Travail vertebres. Mise a jour de la biostratigraphie du Neogene basée sur les mammifères. *Annales*

Géologiques des Pays Helléniques. Tome hors série, fasc., vol. III, pp: 1367–1372.

Mein, P. (1990). Updating of MN zones. In: *European Neogene Mammal Chronology*, E. H. Lindsay, V. Fahlbusch & P. Mein, (Eds.). Plenum Press, New York, pp: 73–90.

Mein, P. (1999). European Miocene mammal biochronology. In: *The Miocene Land Mammals of Europe*, Rössner, G. E. & K. Heissig, (Eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp: 25–38.

Mein, P. & Ginsburg, L. (1997). Les mammifères du gisement miocène inférieur de Li Mae Long, Thailand: systematique, biostratigraphie et palaeoenvironnement. *Geodiversitas* 19: 783–844.

Mendelsson, H., Yom-Tov, Y. & Groves, C.P. (1995). *Gazella gazella*. *Mammalian Species* 490: 1–7.

Mendoza, M., Janis, C. M. & Palmqvist, P. (2002). Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology* 258: 223–246.

Mendoza, M., Janis, C. M. & Palmqvist, P. (2005). Ecological patterns in the trophic-size structure of large mammal communities: a “taxon-free” characterization. *Evolutionary Ecology Research* 7: 505–530

Mendoza, M., Janis, C. M. & Palmqvist, P. (2006). Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *Journal of Zoology* 270: 90–101.

Mendoza, M. & Palmqvist, P. (2006a). Characterizing adaptive morphological patterns related to habitat use and body mass in Bovidae (Mammalia: Artiodactyla). *Acta Zoologica Sinica* 52 (6): 971–987.

Mendoza, M. & Palmqvist, P. (2006b). Characterizing adaptive morphological patterns related to diet in Bovidae (Mammalia, Artiodactyla). *Acta Zoologica Sinica* 52 (6): 988-1008.

Meón-Vilain, H. (1972). Analyse palynologique de la flore du gisement villafranchien de Viallette (Haute-Loire). *Documents des laboratoires de Géologie de la faculté des sciences de Lyon* 49: 151-155.

Merino Cristobal, L. (1999). Mineralogía y geoquímica del esqueleto de mamíferos del Neógeno español. PhD dissertation. Universidad Autónoma de Madrid. 245 pp.

Morales, J. (2003). Mamíferos del Neógeno de Europa. In: *Los vertebrados fósiles en la historia de la vida. Excavación, estudio y patrimonio*. E. Jiménez & J. Civis (Eds.). Ediciones Universidad de Salamanca, Salamanca, pp: 281-308.

Morales, J. & Soria, D. (1995). Artiodáctilos. In: *Paleontología 3 (Vol. 2), Mamíferos (2ª parte)*. B. Meléndez (Ed.). Paraninfo, Madrid, pp: 27-39.

Morcillo, A. (2012). Atlas virtual sobre cráneos, huesos y esqueletos de los mamíferos ibéricos. Accessed March, 2012 at http://www.barbastella.org/mastozoologia/atlascraneos/atlascraneos_ciervo.htm

Murphy, W. J., Eizirik, E., O'Brien, S. J., Madsen, O., Scally, M., Douady, C. J., Teeling, E., Ryder, O. A., Stanhope, M. J., de Jong, W. W. & Springer, M. S. (2001). Resolution of the Early Placental Mammal Radiation Using Bayesian Phylogenetics. *Science* 294 (5550): 2348-2351.

Muybridge, E. (1957). *Animals in Motion*. L.S. Brown (Ed.). Dover Publications Inc. New York. 74 pp.

Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond & Dewey, T. A. (2006). The Animal Diversity Web (online). Accessed January 21, 2012 at <http://animaldiversity.org>.

Nahon, D., Paquet, H., Ruellan, A. & Millot, G. (1975). Encroûtements calcaires dans les altérations des marnes éocènes de la falaise de Thiès (Sénégal). Organisation morphologique et minéralogique. Sciences Géologiques Bulletin 28: 29-46.

Napier, J. R. & Walker, C. (1967). Vertical clinging and leaping: a newly recognised category of locomotor behaviour of primates. *Folia Primatologica* 6: 204-219.

Nieto, M. (1998). Relaciones entre comportamiento, ecología y morfología en formas actuales de bóvidos. PhD dissertation. Universidad Autónoma de Madrid. Inédita. 460 pp.

Nieto, M., Azanza, B., Soria, D. & Morales, J. (1997). El registro fósil neógeno de los Bovoidea (Artiodactyla, Mammalia) de España. In: *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico* J. P. Calvo y J. Morales (Eds.). Universidad Complutense, Madrid, pp: 137-140.

Norberg, U. M. & Rayner, J. M. V. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 316: 335-427.

Norton, S. F. (1991). Capture success and diet of cottid fishes: the role of predator morphology and attack kinematics. *Ecology* 72:1807-1819.

Nowak, R.M. (1991). *Walker's Mammals of the World*. The Johns Hopkins University Press; Maryland. 1.929 pp.

O'Gara, B. W. (1978). *Antilocapra americana*. *Mammalian Species* 90: 1-70.

Odden, M. & Wegge, P. (2007). Predicting spacing behavior and mating systems of solitary cervids: A study of hog deer and Indian muntjac. *Zoology* 110: 261-270.

Odum, E.P. (1971). *Fundamentals of Ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia. 574 pp.

Odum, E. P. (1983). *Basic Ecology*. Saunders College Publishing. Philadelphia. 613 pp.

Osborn, H. F. (1900). *Patriofelis* and *Oxyaena* restudied as Terrestrial Creodonts. Bulletin of the American Museum of Natural History 13: 270-271.

Osborn, H. F. (1929). The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. Monography of the US. Geological Survey. Washington, 55, vol. 1: 701 pp., 42 pl., vol. 2: 703-894, pl. 42-236.

Palmqvist, P., Martinez-Navarro, B. & Arribas, A. (1996). Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology* 22 (4): 514-534

Palmqvist, P., Gröcke, D. R., Arribas, A. & Fariña, R. A. (2003). Paleoeological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology* 29 (2): 205-229.

Palombo, M. R. (2004). Guilds of large mammals from the Pliocene to the Late Pleistocene in Italian peninsula. In: *Homenaje a Emiliano Aguirre*. E. Baquedano & S. Rubio (Eds.). Zona Archeologica 4 (2 Paleontologia). Museo Arqueológico Regional. Madrid, pp: 372-391.

Palombo, M. R. (2007). Climate change versus biotic interaction: a case study of large mammal faunal complexes on the Italian Peninsula from the Pliocene to the Late Pleistocene. New methodological approaches. *Courier Forschung-Institut Senckenberg* 259: 13-46.

Palombo, M. R. (2010). A scenario of human dispersal in the northwestern Mediterranean throughout the early to middle Pleistocene. *Quaternary International* 223-224: 179-194.

Palombo, M. R. & Valli, A. (2003-2004). Remarks on the biochronology of mammalian faunal complexes from the Pliocene to the middle Pleistocene in France. *Geologica Romana* 37: 145-163.

Palombo, M. R., Azanza, B. & Alberdi, M. T. (2003). Italian mammal biochronology from the Latest Miocene to the Middle Pleistocene: a multivariate approach. *Geologica Romana* 36 (2000-2002): 335-368.

Pareto, L. (1865). Note sur les subdivisions que l'on pourrait établir dans les terrains tertiaires de l'Apennin septentrional. *Bulletin de la Société Géologique de France* 22: 210-277.

Pastre, J. F. (2004). Les cryptotéphra de Saint-Vallier: comparaison avec d'autres retombées pyroclastiques du Mont-Dore issues de gisements mammaliens plio-pléistocènes du Massif Central. Implications chronostratigraphiques. In: *Le Gisement Pliocène Final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. M. Faure & C. Guérin (Eds.). *Geobios*, 37, Mém. spéc. 26, pp: 44-57.

Pastre, J. F., Billard, A., Debar, E., Faure, M. & Guérin, C. (1996). Un nouvel horizon téphrique du Mont-Dore repéré dans les loess plio-pléistocènes du gisement fossilifère de Saint-Vallier (Drôme, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 323 (série IIa): 607-614.

Pérez-Barbería, F. J. & Gordon, I. J. (1999). The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. *Oecologia* 118: 157-165.

Pérez-Barbería, F. J. & Gordon, I. J. (2000). Differences in body mass and oral morphology between the sexes in the Artiodactyla: Evolutionary relationships with sexual segregation. *Evolutionary Ecology Research* 2: 667-684.

Pérez-Barbería, F. J. & Gordon, I. J. (2001). Relationships between oral morphology and feeding style in the Ungulata: a phylogenetically

controlled evaluation. Proceedings of the Royal Society of London 268: 1023-1032.

Pérez-Barbería, F. J., Gordon, I. J. & Nores, C. (2001). Evolutionary transitions among feeding styles and habitats in ungulates. *Evolutionary Ecology Research* 3: 221-230.

Pérez-Barbería, F. J., Gordon, I. J. & Pagel, M. (2002). The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56: 1276-1285.

Pérez-Barbería, F. J., Elston, D. A., Gordon, I. J. & Illius, A. W. (2004). The evolution of phylogenetic differences in the efficiency of digestion in ruminants. *Proceedings of the Royal Society of London* 271: 1081-1090.

Peters, J. (1989). Osteomorphological features of the appendicular skeleton of Gazelles, Genus *Gazella* Blainville, 1816, Bohor Reedbuck, *Redunca redunca* (Pallas, 1767) and Bushbuck, *Tragelaphus scriptus* (Pallas, 1766). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 8: 97-113.

Pfeiffer, T. (1997). *Dama (Pseudodama) reichenau* (Kahlke 1996) (Artiodactyla: Cervidae, Cervini) aus den Mosbach-Sanden (Wiesbaden-Biebrich). *Mainzer Naturwissenschaftliche Archiv* 35: 31-59.

Pfeiffer, T. (1999a). The morphological distinction of limb bones of *Alces latifrons* (Johnson, 1874) and *Megalocerus giganteus* (Blumenbach, 1799) from Middle- and Late Pleistocene localities of Germany. *Kaupia, Darmstädter Beiträge Naturgeschichte* 9: 113-126.

Pfeiffer, T. (1999b). Die Stellung von *Dama* (Cervidae, Mammalia) im System plesiometacarpaler Hirsche des Pleistozäns: Phyllogenetische Rekonstruktion - Metrische Analyse. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 211: 1-218.

Pickford, M. (2001). Africa's smallest ruminant: a new tragulid from the Miocene of Kenya and the biostratigraphy of East African Tragulidae. *Geobios* 34: 437-447.

Pike, A. V. L. & Alexander, R. McN. (2002). The relationship between limb-segment proportions and joint kinematics for the hind limbs of quadrupedal mammals. *Journal of Zoology* 258: 427-433.

Pilgrim, G. E. & Schaub, S. (1939). Die schraubenhörnige Antilope des europäischen Oberpliocäns und ihre systematische Stellung. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, 62: 1-30.

Pitcher, T. (1979). He who hesitates, lives. Is stotting antiambush behaviour? *American Naturalist* 113: 453-456.

Plummer, T. W. & Bishop, L. C. (1994). Hominid paleoecology at Olduvai Gorge, Tanzania as indicated by antelope remains. *Journal of Human Evolution* 27: 47-75.

Plummer, T. W., Bishop, L. C. & Hertel, F. (2008). Habitat preference of extant African bovids based on astragalus morphology: operationalizing ecomorphology for palaeoenvironmental reconstruction. *Journal of Archaeological Science* 35: 3016-3027.

Pomel, A. (1853). *Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier*. J. B. Baillière (Ed.). Paris. 193 pp.

Prado, J. L., Alberdi, M. T., Azanza, B. & Rodríguez, J. (2004). Patterns of body-size change in large mammals during the late Cenozoic in the northwestern Mediterranean. In: *Homenaje a Emiliano Aguirre*. E. Baquedano & S. Rubio (Eds.). *Zona Arqueologica* 4 (2 Paleontologia). Museo Arqueológico Regional. Madrid, pp: 464-479.

Prat, F. (1964). Contribution à la classification des Equidés villafranchiens. *Procès verbaux de la Société Linnéenne de Bordeaux* 100: 14-32.

Prat, F. (1980). Les Equidés villafranchiens en France. Genre *Equus*. Cahiers du Quaternaire 2: 1-291.

Prentice, I. C. (1992). Climate change and long-term vegetation dynamics. In: *Vegetation dynamics theory*. Population and community biology series 11. D. C. Glenn-Lewin, R. A. Peet & T. T. Veblen (Eds.). Chapman and Hall. London. 359 pp.

Prévot, M. & Dalrymple, G. B. (1970). Un bref episode de polarité géomagnétique normale au cours de l'époque inverse Matuyama. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Série D, 270: 2221-2224.

Pridmore, P. A. (1992). Trunk movements during locomotion in the marsupial *Monodelphis domestica* (Didelphidae). *Journal of Morphology* 211: 137-146.

PRISM Project Members (1995). Middle Pliocene Palenvironments of the Northern Hemisphere. In: *Paleoclimate and Evolution: with Emphasis on Human Origins*. E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle (Eds.). Yale University Press, New Haven, pp: 242–248.

Pueyo, E., Muñoz, A. & Parés, J. M. (1996). Magnetoestratigrafía preliminar de los materiales pliocenos de la Cubeta de Villarroja (Sierra de Cameros, La Rioja). *Geogaceta*, 20 (5): 1029- 1032.

Pueyo E., Muñoz A. & Parés J. M. (1997). Réplica al comentario de M. T. Alberdi y B. Azanza sobre el artículo: Magnetoestratigrafía preliminar de los materiales pliocenos de la Cubeta de Villarroja (Sierra de Cameros, La Rioja). *Geogaceta*, 22: 8-10.

Quiralte, V., Sánchez, I. M., Morales, J. & Pickford, M. (2008). Tragulidae (Artiodactyla, Ruminantia) from the Lower Miocene of the Sperrgebiet, Southern Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia* 20: 387–396.

Raia, P. (2010). Phylogenetic community assembly over time in Eurasian Plio-Pleistocene mammals. *Palaaios* 25: 327-338.

Reed, K. E. (1998). Using large mammal communities to examine ecological and taxonomic structure and predict vegetation in extant and extinct assemblages. *Paleobiology* 24: 384-408.

Rensberger, J.M., Forsten, A. & Fortelius, M. (1984). Functional evolution of the cheek tooth pattern and chewing direction in Tertiary horses. *Paleobiology* 10: 439-452.

Rivals, F. & Athanassiou, A. (2008). Dietary adaptations in an ungulate community from the late Pliocene of Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 265: 134-139.

Robiliard, J. J., Pfau, T. & Wilson, A. M. (2007). Gait characterisation and classification in horses. *The Journal of Experimental Biology* 210: 187-197.

Rodriguez, J., Alberdi, M. T., Azanza, B. & Prado, J. L. (2004). Body size structure in north-western Mediterranean Plio-Pleistocene mammalian faunas. *Global Ecology and Biogeography* 13: 163-176.

Roger, S., Coulon, C., Thouveny, N., Féraud, G., Van Velzen, A., Fauquette, S., Cochemé, J. J., Prévot, M., & Verosub, K. L. (2000). $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of a tephra layer in the Pliocene Senèze maar lacustrine séquence (French massif Central): constraint on the Reunión-Matuyama transition and implications on paleoenvironmental archives. *Earth and Planetary Science Letters* 183: 431-440.

Rook, L. & Martínez-Navarro, B. (2010). Villafranchian: The long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronologic unit. *Quaternary International* 219 (1-2): 134-144.

Rose, K. D. (1982). Skeleton of *Diacodexis*, oldest known artiodactyl. *Science* 216: 621-623.

Rose, K. D. (1985). Comparative osteology of North American Dichobunid Artiodactyls. *Journal of paleontology* 59 (5): 1203-1226.

Rose, K. D. (1987). Climbing adaptations in the early Eocene mammal *Chriacus* and the origin of artiodactyla. *Science* 236 (4799): 314-316.

Rössner, G. E. (2007). Family Tragulidae. In: *The Evolution of Artiodactyls*. D. R. Prothero & S. E. Foss (Eds.). The Johns Hopkins University Press, Maryland, pp: 213–220.

Rütimeyer, L. (1877-1878): Die Rinder der Tertiär-Epoche nebst Vorstudien zu einer natürlichen Geschichte der Antilopen. *Abhandlungen Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 4- 5. 208 pp.

Sacco, T. & Van Valkenburgh, B. (2004). Ecomorphological indicators of feeding behaviour in the bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Zoology* 263: 41–54.

Sánchez, I. M., Domingo, S. & Morales, J. (2010a). The genus *Hispanomeryx* (Mammalia, Ruminantia, Moschidae) and its bearing on musk deer phylogeny and systematics. *Palaeontology* 53 (5): 1023-1047.

Sanchez, I. M., Quiralte, V., Morales, J., Pickford, M. (2010b). A new genus of tragulid ruminant from the early Miocene of Kenya. *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (2): 177-187.

Schaeffer, B. (1947). Notes on the origin and function of the artiodactyl tarsus. *American Museum Novitates* 1356: 1-24.

Schaeffer, B. (1948). The origin of a Mammalian ordinal character. *Evolution* 2 (2): 164-175.

Schaller, G. B. (1977). *Mountain monarchs: wild sheep and goats of the Himalaya*. University of Chicago Press, Chicago. 425 pp.

Schaub, S. (1941). Die kleine Hirschart aus dem Oberpliocaen von Senezé (Haute-Loire). *Eclogae Geologicae Helvetiae* 34 (2): 264-271.

Schaub, S. (1943). Die oberpliocaene Säugetierfauna von Senezé (Haute-Loire) und ihre verbreitungsgeschichtliche Stellung. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 36 (2): 270-289.

Schellhorn, R. (2009). Eine Methode zur Bestimmung fossiler Habitate mittels Huftierlangknochen. PhD dissertation. Eberhard Karls Universität Tübingen. 269 pp.

Schilling, N. & Hackert, R. (2006). Sagittal spine movements of small therian mammals during asymmetrical gaits. *The Journal of Experimental Biology* 209: 3925-3939.

Schmitt, D., Cartmill, M., Griffin, T. M., Hanna, J. B. & Lemelin, P. (2006). Adaptive value of ambling gaits in primates and other mammals. *The Journal of Experimental Biology* 209: 2042-2049.

Schultz, J. (1995). *The ecozones of the world. The ecological divisions of the geobiosphere*. Springer-Verlag, Berlin. 449 pp.

Scott, K. M. (1979). Adaptation and allometry in Bovid postcranial proportions. PhD dissertation, Yale University. New Haven, Connecticut.

Scott, K. M. (1983). Prediction of body weight of fossil Artiodactyla. *Zoological Journal of the Linnean Society* 77: 199-215.

Scott, K. M. (1985). Allometric trends and locomotor adaptations in the bovidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 179: 197-288.

Scott, W. B. (1885). *Cervalces americanus*, a fossil Moose, or Elk, from the Quaternary of New Jersey. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 37: 181-202.

Scott, R. S., Kappelman, J. & Kelley, J. (1999). The palaeoenvironment of *Sivapithecus parvada*. *Journal of Human Evolution* 36: 245-274.

Seiffert, E. (2007). A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. *BMC Evolutionary Biology* 7: 224.

Shipman, P. & Harris, J. (1988). Habitat preference and paleoecology of *Australopithecus boisei* in eastern Africa. In: *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*. F. E. Grine (Ed.), Aldine de Gruyter, New York, pp. 343-381.

Shockey, B. J. (1999). Postcranial osteology and functional morphology of the *Litopterna* of Salla, Bolivia (late Oligocene). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 383-390.

Shockey, B. J. (2001). Specialized knee joints in some extinct, endemic, South American herbivores. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 277-288.

Shockey, B. J. & Flynn, J. J. (2007). Morphological diversity in the postcranial skeleton of Casamayoran (middle to late Eocene) Notoungulata and foot posture in notoungulates. *American Museum Novitates* 3601: 1-26.

Shockey, B. J., Croft, D. A. & Anaya, F. (2007). Analysis of function in the absence of extant functional analogs: a case study of mesotheriid notoungulates. *Paleobiology* 33:227-247.

Sickenberg, O. (1968). Die pleistozänen Knochenbrekzien von Volaks (Griech.- Mazedonien). *Geologischen Jahrbuch* 85: 33-54.

Sickenberg, O. (1974). Etude du "Villafranchien" en Anatolie (Turquie). *Bulletin du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 78 (1): 241-245.

Simpson, G. G. (1945). Principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–350.

Sinclair, A. R. E. (1985). Does interspecific competition or predation shape the african ungulate community? *The Journal of Animal Ecology* 54 (3): 899-918

Sinclair, A. R. E. (2000). Adaptation, Niche Partitioning and Coexistence of African Bovidae: Clue to the past. In: *Antelopes, deer, and relatives. Fossil Record, Behavioral Ecology, Systematics, and Conservation*. E. S. Vrba & G. B. Schaller (Eds.). Yale University Press, New Haven, pp: 247-260.

Sinusía, C., Pueyo, E. L., Azanza, B. & Pocoví, A. (2004). Datación magnetoestratigráfica del yacimiento paleontológico de Puebla de Valverde (Teruel). *Geotemas* 6 (4): 339-342.

Slijper, E. J. (1946). Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verh Konink Nederland Adad Wetenschap, Twede Sectie* 42: 1-128.

Smith, J. M. & Savage, R. J. G. (1956). Some locomotory adaptations in mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society* 42: 603-622.

Smith, T. M., Shugart, H. H. & Woodward, F. I. (1997). *Plant Functional Types: Their relevance to ecosystem proprieties and global change*. Cambridge University Press. 388 pp.

Sokolov, I. I., Klebanova, E. A. & Sokolov, A. S. (1964). Morpho-functional peculiarities of locomotion apparatus of Saiga and Jeiran. *Morphology of vertebrate animals. Works of Zoological Institute, St. Petersburg* 33: 319-347.

Solounias, N. (2007). Family Giraffidae. In: *The Evolution of Artiodactyls*. D. R. Prothero, & S. E. Foss (Eds.). The Johns Hopkins University Press, Maryland, pp: 257–277.

Solounias, N. & Dawson-Saunders, B. (1988). Dietary adaptations and paleoecology of the late Miocene ruminants of Pikermi and Samos in Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 65: 149–172.

Solounias, N. & Moelleken, S. M. C. (1992). Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 113–121.

Solounias, N. & Moelleken, S. M. C. (1993). Dietary adaptation of some extinct ruminants determined by premaxillary shape. *Journal of Mammalogy* 74: 1059–1071.

Solounias, N. & Semprebon, G. M. (2002). Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366: 1-49.

Solounias, N., Teaford, M. & Walker, A. (1988). Interpreting the diet of extinct ruminants – the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology* 14: 287–300.

Sorkin, B. (2008). Limb bone stresses during fast locomotion in the African lion and its bovid prey. *Journal of Zoology* 276: 213-218.

Sotnikova, M.V. (1989). Late Pliocene–Early Pleistocene Carnivora: stratigraphic significance. *Transactions of the Academy of Sciences of the USSR* 140: 1–123.

Spaan, A. (1992). A revision of the deer from Tegelen (province of Limburg, The Netherlands). *Scripta Geologica* 98: 1- 85.

Spassov, N. (2000). Biochronology and zoogeographic affinities of the Villafranchian faunas of Bulgaria and South Europe. *Historia Naturalis Bulgarica* 12: 89-128.

Spassov, N. & Crégut-Bonnoure, E. (1999). Premières données sur les Bovidae Villafranchiens de Bulgarie. *Comptes Rendus Academie des Sciences de Paris, Sciences de la terre et des planètes* 328: 493–498.

Springer, M. S., Murphy, W. J., Eizirik, E. & O'Brien, S. J. (2003). Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 100 (3): 1056-1061.

Stehlin, H. G. (1923). Die oberpliocäne Fauna von Senèze (Haute-Loire). *Eclogae geologicae Helvetiae* 18: 268-281.

Stein, B. R. & Casinos, A. (1997). What is a cursorial mammal? *Journal of Zoology* 242: 185-192.

Steneck, R.K. (2001). Functional groups. In: *Encyclopaedia of Biodiversity, Vol. 3*. S.A. Levin (Ed.). Academic Press, San Diego, pp: 121-139.

Strahler, A. N. & Strahler, A. H. (1987). *Modern Physical Geography*. John Wiley and Sons. *Professional Geographer* 40 (3): 376-377.

Subally, D. & Quézel, P. (2002). Glacial or interglacial: *Artemisia*, a plant indicator with dual responses. *Review of Paleobotany and Palynology* 120 (1-2): 123-130.

Suc, J. P. (1978). Analyse pollinique de depots plio-pléistocenes du sud du massif basaltique de l'Éscandorgue (série de Bernasso – Lunas, Hérault – France). *Pollen et spores* 20 (4): 497-512.

Suc, J. P. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 429-432.

Suc, J. P. & Zagwijn, W. H. (1983). Plio-Pleistocene correlations between the northwestern Mediterranean region and northwestern Europe according to recent biostratigraphic and palaeoclimatic data. *Boreas* 12: 153-166.

Suc, J. P., Bertini, A., Combourieu-Nebout, N., Diniz, F., Leroy, S., Russo-Ermolli, E., Zheng, Z., Bessais, E. & Ferrier, J. (1995). Structure of West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38 (1): 3–16.

Suc, J. P., Combourieu-Nebout, N., Seret, G., Popescu, S. M., Klotz, S., Gautier, F., Clauzon, G., Westgate, J., Insinga, D. & Sandhu, A. S. (2010). The Crotone series: A synthesis and new data. *Quaternary international* 219: 121-133.

Sudre, J. (1978). Les artiodactyles de l'Eocene moyen et supérieur & Europe occidentale; systématique et évolution. *Mémoires et Travaux de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier* 7. 229 pp.

Taylor, M. E. (1974). The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 143: 307-336.

Taylor, M. E. (1976). The functional anatomy of the hindlimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 148: 227-254.

Taylor, M. E. (1989). Locomotor adaptations of carnivores. In: *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. J. L. Gittleman (Ed.). Cornell University Press, Ithaca, pp: 382-409.

Thewissen, J. G. M., Madar, S. I. & Hussain, S. T. (1998). Whale ankles and evolutionary relationships. *Nature* 395: 452.

Thomason, J. J. (1997). *Functional morphology in vertebrate paleontology*. J. J. Thomason (Ed.). Cambridge University Press. Cambridge. 277 pp.

Torres Pérez Hidalgo, T. (1992). Los restos de oso del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada) y el material de *Ursus etruscus* G. Cuvier del Villafranchiense europeo. In: *Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988-1992). Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia*. J. Gibert (Ed.). Museo de Prehistoria José Gibert, Orce, pp: 87-106.

Turner, A. (1987). *Megantereon cultridens* (Cuvier) (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) from Plio-Pleistocene deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and the possibility of a New World origin. *Journal of Paleontology* 65: 1256-1268.

Valli, A. M. F. (2004a). Les Cervidae du gisement Pliocène supérieur (Villafranchien moyen) de Saint-Vallier (Drome, France). *Geobios* 37: 191-232.

Valli, A. M. F. (2004b). Taphonomy of Saint-Vallier (Drome, France), the reference locality for the biozone MN17 (Upper Pliocene). *Lethaia* 37: 337-350.

Valli, A. M. F. & Palombo, M. R. (2005). Le régime alimentaire du Cervidae (Mammalia) *Eucladoceros ctenoides* (NESTI 1841) reconstitué par la morphologie du crâne et par l'usure dentaire. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 98: 133-143.

Valli, A. M. F. & Palombo, M. R. (2008). Feeding behaviour of middle-size deer from the Upper Pliocene site of Saint-Vallier (France) inferred by morphological and micro/mesowear analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 257: 106-122.

Van Couvering, J. A. H. (1980) Community evolution in East Africa during the late Cenozoic. In: *Fossils in the Making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. Behrensmeyer, A. K. & Hill, A. P. (Eds.). University of Chicago Press, Chicago, pp: 272-299.

Van Damme, R. & Vanhooydonck, B. (2002). Speed versus manoeuvrability: Association between vertebral number and habitat structure in lacertid lizards. *Journal of Zoology* 258 (3): 327-334.

Van Valkenburgh, B. (1985). Locomotor diversity within past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 11 (4): 406-428.

Van Valkenburgh, B. (1987). Skeletal indicators of locomotor behaviour in living and extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 162-182.

Van Valkenburgh, B. (1989). Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. In: *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. J. L. Gittleman (Ed.). Cornell University Press, NY, pp: 410-436.

Van Valkenburgh, B. (1991). Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17: 340-362.

Van Valkenburgh, B. (1994). Ecomorphological analysis of fossil vertebrates and their paleocommunities. In: *Ecological morphology*. P. C. Wainwright & S. M. Reilly (Eds.). University of Chicago Press, Chicago, pp: 140-166.

Van Valkenburgh, B. & Koepfli, K. P. (1993). Cranial and dental adaptations to predation in canids. *Symposium of the Zoological Society of London* 65: 15-37.

Vasquez-Molinero, R., Martin, T., Fischer, M. S. & Frey, R. (2001). Comparative anatomical investigations of the postcranial skeleton of *Henkelotherium guimarotae* Krebs, 1991 (Eupantotheria, Mammalia) and their implications for its locomotion. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Zoologische Reihe* 77: 207-216.

Vidal, C., Malassidis, E., García-Gómez, J. M., Martí-Bonmatí, L., Robles, M. & Millet, J. (2002). El análisis de componentes principales como método de clasificación y visualización de tumores de partes blandas. IX Congreso Nacional de Informática Médica. (on line).

Villalta, J. F. & Crusafont, M. (1953). Un nuevo Ovicaprino en la fauna villafranchiense de Villarroya (Logroño). *Actes 40 International Congress of Quaternary (INQUA), Roma*, 1: 426- 432.

Viret, J. (1954). Le Loess a bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères Villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 4. 200 pp.

Viret, J. (1961). Artiodactyla. In: *Traité de Palaeontologie* (ed. J. Piveteau), Masson et Cie, Paris. pp. 887–1021.

Vislobokova, I. A. (2008). The major stages in the evolution of artiodactyl communities from the Pliocene-Early Middle Pleistocene of Northern Eurasia: Part 1. *Paleontological Journal* 42 (3): 297-312.

Vrba, E. S. (1980). The significance of bovid remains as indicators of environment and predation patterns. In: *Fossils in the Making*. A. K. Behrensmeyer & A. P. Hill (Eds.). University of Chicago Press, Chicago, pp: 247–271.

Vrba, E. S. & Schaller, G. B. (2000). Phylogeny of Bovidae based on behavior, glands, skulls, and postcrania. In: *Antelopes, deer, and relatives. Fossil Record, Behavioral Ecology, Systematics, and Conservation*. E. S. Vrba & G. B. Schaller (Eds.). Yale University Press, New Haven, pp: 203–222.

Wainwright, P. C. (1996). Ecological explanation through functional morphology: the feeding biology of sunfishes. *Ecology* 77 (5): 1336-1343.

Wainwright, P. C. & Reilly, S. M. (Eds) (1994). *Ecological morphology*. P. C. Wainwright & S. M. Reilly (Eds.). Chicago: University of Chicago Press. 376 pp.

Walter, H. (1970). *Vegetationszonen und Klima*. Eugen Ulmer, Stuttgart. 244 pp.

Walther, F. R. (1969). Flight behaviour and avoidance of predators in Thomsons gazelle (*Gazella thomsoni* Guenther 1884). Behaviour 34: 184-220.

Webb, C. O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. The American Naturalist 156: 145-155.

Webb, C. O. (2006) Integrating phylogenies into community ecology. Ecology 87: S1-S2.

Webb, S. D. & Taylor, B. E. (1980). The phylogeny of hornless ruminants and a description of the cranium of *archaeomeryx*. Bulletin of the American Museum of Natural History 167 (3): 121-157.

Weinand, D. C. (2007). A study of parametric versus non-parametric methods for predicting paleohabitat from Southeast Asian Bovid astragali. Journal of Archaeological Science 34: 1774-1783.

Whitehead, K. (1993). *The Whitehead encyclopedia of deer*. K. Whitehead (Ed.). Swan-Hill Press. Shrewsbury. 597 pp.

Whittaker, R. H. (1975). *Communities and ecosystems*. Whittaker. R. H. (Ed.). W. McMillan, New York, 2nd Edn. 352 pp.

Whittaker, R. H. (1978). Direct gradient analysis. In: *Ordination of plant communities*. Whittaker. R. H. Whittaker (Ed.). Dr. W. Junk Publisher. The Hague. pp: 7-50.

Whitworth, T. (1958). Miocene ruminants of East Africa. Fossil Mammals of Africa 15: 1-50.

Wickler, S. J., Hoyt, D. F., Cogger, E. A. & Myers, G. (2003). The energetics of the trot-gallop transition. The Journal of Experimental Biology 206: 1557-1564.

Williams, S. H. & Kay, R. F. (2001). A Comparative Test of Adaptive Explanations for Hypsodonty in Ungulates and Rodents. *Journal of Mammalian Evolution* 8 (3): 207-229.

Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (2005). *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed)*. D. E. Wilson & D. M. Reeder (Eds.) The Johns Hopkins University Press; 3rd edition. Maryland. 2.142 pp.

Wood, A. R., Bebej, R. M., Manz, C. L., Begun, D. L. & Gingerich, P. D. (2011). Postcranial functional morphology of Hyracotherium (Equidae, Perissodactyla) and locomotion in the earliest horses. *Journal of Mammalian Evolution* 18: 1-32.

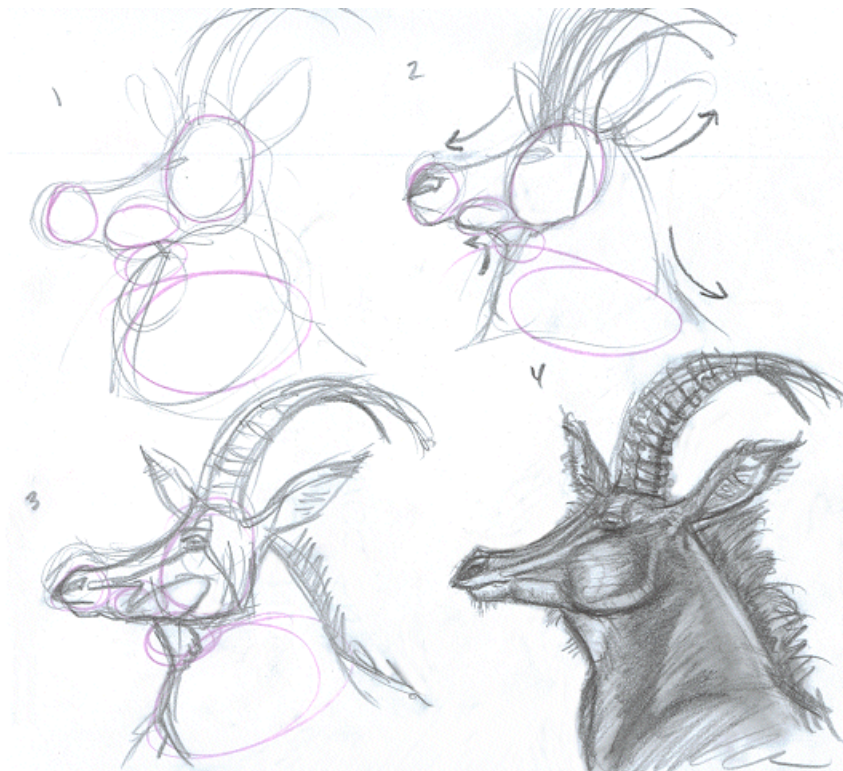
Yurtsev, B. A. (1982). Relics of the xerophyte vegetation of Beringia in northeastern Asia. In: *Paleoecology of Beringia*. D. M., Hopkins, J. V., Matthews Jr., C. E., Schweger & S.B., Young (Eds.). Academic Press, New York, pp: 179–194.

Zagwijn, W. H. (1960). Aspects of the Pliocene and early Pleistocene vegetation in the Netherlands. *Mededelingen van de Geologische Stichting* C3 (5): 1-78.

Zhou, X., Sanders, W. J. & Gingerich, P. D. (1992). Functional and behavioral implications of the vertebral structure in *Pachyaena ossifraga* (Mammalia, Mesonychia). *Contributions from the Museum of Paleontology. University of Michigan* 28: 289-319.

Zimov, S. A., Churyrin, V. I., Oreshko, A. P., Chapin III, F. S., Reynolds, J. F. & Chapin, M. C. (1995). Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene. *The American Naturalist* 146: 765 – 794.

ANEXOS



Anexo 1. Matriz en la que se muestran todas las especies de rumiantes actuales así como su familia y subfamilia, los ambientes en los cuales se encuentran (biomas, sustratos y vegetación), los tipos de locomoción que presentan, sus masas corporales y los grupos funcionales a los cuales pertenecen. (ext. rec.): extinto recientemente. Familia: 1 (Bovidae); 2 (Cervidae); 3 (Giraffidae); 4 (Moschidae); 5 (Tragulidae); 6 (Antilocapridae). Subfamilia: 1 (Aepycerotinae); 2 (Alcelaphinae); 3 (Antilopinae); (4) Bovinae; (5) Caprinae; (6) Cephalophinae; (7) Hippotraginae; (8) Reduncinae; (9) Capreolinae; (10) Cervinae; (11) Muntiacinae; (12) Hydropotinae; (13) Giraffinae; (14) Paleotraginae.

ESPECIE	VARIABLE ECOLÓGICA		FAMILIA	SUBFAMILIA	BIOMAS									TIPOS DE BIOMAS					LOCOMOCIÓN					SUSTRATO					COBERTURA VEG.					MASA						G. FUNC.						
	Biom I Pluvial	Biom II Bosq. Trop. Deciduo			Biom II/III Sabana	Biom III Desierto	Biom IV Bosque Mediterráneo	Biom V Laurisilva	Biom VI Bosque Caducifolio	Biom VII Estepa	Biom VIII Taiga	Biom IX Tundra	Tropical	Subtropical	Templado	Mixto1	Forestal	Mixto2	Abierto	Árido	Mixto3	Húmedo	Galope	Zigzag	Galope a saltos	Stotting	Escalada	Nevados	Humedales	Arenosos	Pedregosos	Montañosos	Forestal	Limpio	Bosque Denso	Bosque Claro	Llanura Arbolada	Matorral	Llanura Herbácea	Peso (kg)	A (<10 kg)	B (10-30 kg)	C (30-65 kg)	D (65-90 kg)	E (90-250 kg)	F (> 250 kg)
Aepyceros melampus	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	52	0	0	1	0	0	0	1	
Alcelaphus buselaphus	1	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	171	0	0	0	0	0	1	0	
Beatragus hunteri	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	80	0	0	0	0	1	0	0	
Connochaetes gnou	1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	180	0	0	0	0	0	1	0	
Connochaetes taurinus	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	180	0	0	0	0	0	1	0	
Damaliscus lunatus	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	72	0	0	0	0	0	1	0	
Damaliscus pygargus	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	136	0	0	0	0	0	1	0
Sigmoceros lichtensteinii	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	171	0	0	0	0	0	1	0	
Ammodorcas clarkie	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	28	0	1	0	0	0	0	0	
Antidorcas marsupialis	1	3	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	39	0	0	1	0	0	0	0			
Antilope cervicapra	1	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	37	0	0	1	0	0	0	0	
Dorcatragus megalotis	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	10	0	1	0	0	0	0	0		
Eudorcas rufifrons (Gazella rufifrons)	1	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	27	0	1	0	0	0	0	0		
Eudorcas rufina (EXTINTA)	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	40	0	0	1	0	0	0	0		
Eudorcas thomsonii (G. thompsoni)	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	20	0	1	0	0	0	0	0		
Gazella arabica	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	18	0	1	0	0	0	0	0		
Gazella bennettii	1	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	18	0	1	0	0	0	0	0		
Gazella bilkis	1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	25	0	0	1	0	0	0	0		
Gazella cuvieri	1	3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	25	0	1	0	0	0	0	0		
Gazella dorcas	1	3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	23	0	1	0	0	0	0	0		
Gazella gazella	1	3	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	22	0	1	0	0	0	0	0		
Gazella leptoceros	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22	0	1	0	0	0	0	0			
Gazella saudiya	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	20	0	1	0	0	0	0	0		
Gazella spekei	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	20	0	1	0	0	0	0	0		
Gazella subgutturosa	1	3	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	28	0	1	0	0	0	0	0		
Litocranius walleri	1	3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	38	0	0	1	0	0	0	0		
Madoqua guentheri	1	3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	1	0	0	0	0	0	0		
Madoqua kirkii	1	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	5	1	0	0	0	0	0	0		
Madoqua piacentinii	1	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0		
Madoqua saltiana (phillipsi/swaneyi)	1	3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0			
Nanger dama	1	3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	73	0	0	0	1	0	0	0			
Nanger granti	1	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	55	0	0	1	0	0	0	0			
Nanger soemmerringii	1	3	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	40	0	0	1	0	0	0	0			
Neotragus batesi	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0			
Neotragus moschatus	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	6	1	0	0	0	0	0	0			
Neotragus pygmaeus	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0			
Oreotragus oreotragus	1	3	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1</												

ESPECIE	VARIABLE ECOLÓGICA		FAMILIA	SUBFAMILIA	BIOMAS								TIPOS DE BIOMAS					LOCOMOCIÓN					SUSTRATO					COBERTURA VEG.					MASA						G. FUNC.																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																								
					Bioma I Pluvial	Bioma II Bosq. Trop. Deciduo	Bioma II/III Sabana	Bioma III Desierto	Bioma IV Bosque Mediterráneo	Bioma V Laurisilva	Bioma VI Bosque Caducifolio	Bioma VII Estepa	Bioma VIII Tunga	Bioma IX Tundra	Tropical	Subtropical	Templado	Mixto1	Forestal	Mixto2	Abierto	Árido	Mixto3	Húmedo	Galope	Zigzag	Galope a saltos	Stotting	Escalada	Nevados	Humedales	Arenosos	Pedregosos	Montañosos	Forestal	Limpio	Bosque Denso	Bosque Claro	Llanura Arbolada	Matorral	Llanura Herbacea	Peso (kg)	A (<10 Kg)	B (10-30 Kg)	C (30-65 Kg)	D (65-90 Kg)	E (90-250 Kg)	F (> 250 Kg)	Grupos funcionales																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																														
Bos sauveli	1	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0</

ESPECIE	VARIABLE ECOLÓGICA		FAMILIA	SUBFAMILIA	BIOMAS										TIPOS DE BIOMAS						LOCOMOCIÓN					SUSTRATO					COBERTURA VEG.				MASA						G. FUNC.				
					Bioma I Pluvialva	Bioma II Bosq. Trop. Deciduo	Bioma II/III Sabana	Bioma III Desierto	Bioma IV Bosque Mediterráneo	Bioma V Laurisilva	Bioma VI Bosque Caducifolio	Bioma VII Estepa	Bioma VIII Tunga	Bioma IX Tundra	Tropical	Subtropical	Templado	Mixto1	Forestal	Mixto2	Abierto	Árido	Mixto3	Húmedo	Galope	Zigzag	Galope a saltos	Stotting	Escalada	Nevados	Humedales	Arenosos	Pedregosos	Montañosos	Forestal	Limpio	Bosque Denso	Bosque Claro	Llanura Arbolada	Matorral	Llanura Herbacea	Peso (kg)	A (<10 Kg)	B (10-30 Kg)	C (30-65 Kg)
Cephalophus natalensis	1	6	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	12	0	1	0	0	0	0	8
Cephalophus niger	1	6	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	20	0	1	0	0	0	0	8
Cephalophus nigrifrons	1	6	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	13	0	1	0	0	0	0	8
Cephalophus ogilbyi	1	6	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	20	0	1	0	0	0	0	8
Cephalophus rubidus	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	15	0	1	0	0	0	0	8
Cephalophus rufilatus	1	6	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	12	0	1	0	0	0	0	8	
Cephalophus silvicultor	1	6	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	72	0	0	0	1	0	0	8	
Cephalophus spadix	1	6	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	56	0	0	1	0	0	0	8	
Cephalophus weynsi	1	6	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	19	0	1	0	0	0	0	8	
Cephalophus zebra	1	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	17	0	1	0	0	0	0	8
Philantomba maxwellii	1	6	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	12	0	1	0	0	0	0	8	
Philantomba monticola	1	6	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	6	1	0	0	0	0	0	7	
Sylvicapra grimmia	1	6	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	19	0	1	0	0	0	0	8	
Addax nasomaculatus	1	7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	70	0	0	0	1	0	0	2		
Hippotragus equinus	1	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	270	0	0	0	0	0	1	5	
Hippotragus leucophaeus (ext. rec.)	1	7	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	150	0	0	0	0	1	0	6	
Hippotragus niger	1	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	227	0	0	0	0	1	0	6	
Oryx dammah	1	7	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	200	0	0	0	0	1	0	2	
Oryx gazella (beisa)	1	7	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	169	0	0	0	0	1	0	2	
Oryx leucoryx	1	7	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	87	0	0	0	1	0	0	2	
Kobus ellipsiprymnus	1	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	210	0	0	0	0	1	0	6	
Kobus kob	1	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	78	0	0	0	1	0	0	6	
Kobus leche	1	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	110	0	0	0	0	1	0	6	
Kobus megaceros	1	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	87	0	0	0	1	0	0	2		
Kobus vardonii	1	8	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	71	0	0	0	0	1	0	6			
Pelea capreolus	1	8	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	20	0	1	0	0	0	0	8			
Redunca arundinum	1	8	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	58	0	0	1	0	0	0	6			
Redunca fulvorufula	1	8	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	29	0	1	0	0	0	0	6			
Redunca reduca	1	8	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	44	0	0	1	0	0	0	6			
Alces alces	2	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	357	0	0	0	0	0	1	10			
Blastocerus dichotomus	2	9	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	86	0	0	0	1	0	0	2			
Capreolus capreolus	2	9	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	22	0	1	0	0	0	0	9			
Capreolus pygargus	2	9	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	45	0	0	1	0	0	0	9			
Hippocamelus antisensis	2	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	68	0	0	0	1	0	0	4			
Hippocamelus bisulcus	2	9	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	70	0	0	0	1	0	0	4			
Mazama americana	2	9	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	22	0	1	0	0	0	0	8			
Mazama bricenii	2	9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	16	0	1	0	0	0	0	8			
Mazama chunyi	2	9	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0																													

Anexo 2. Especies actuales y fósiles estudiadas. Para cada una de ellas se indica la colección en la cuál ha sido estudiada, así como los yacimientos para las especies fósiles. Vya: Villarroya; Pue: La Puebla de Valverde, St.Vall.: Saint-Vallier; MNCN: Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid), EEZA: Estación Experimental de Zonas Áridas (Almería); AMNH: American Museum of Natural History (Nueva York); NMNH: National Museum of Natural History (Washington D.C.); MNHL: Musée des Confluences (Lyon); MPZ: Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza – Gobierno de Aragón; MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle (París); NHMB: Naturhistorisches Museum Basel

YACIMIENTO	ESPECIE	COLECCIÓN
Actual	Aepyceros melampus	AMNH
Actual	Alcelaphus buselaphus	AMNH
Actual	Antidorcas marsupialis	AMNH
Actual	Gazella bennettii	AMNH
Actual	Gazella cuvieri	EEZA/MNCN
Actual	Gazella dorcas	EEZA/MNCN
Actual	Litocranius walleri	AMNH
Actual	Madoqua kirkii	AMNH
Actual	Nanger dama	EEZA/MNCN
Actual	Oreotragus oreotragus	AMNH
Actual	Raphicerus campestris	AMNH
Actual	Raphicerus melanotis	AMNH
Actual	Saiga tatarica	AMNH
Actual	Taurotragus oryx	AMNH
Actual	Tragelaphus scriptus	AMNH
Actual	Tragelaphus spekei	AMNH
Actual	Ammotragus lervia	EEZA
Actual	Rupicapra rupicapra	AMNH
Actual	Sylvicapra grimmia	AMNH
Actual	Addax nasomaculatus	AMNH
Actual	Oryx dammah	AMNH
Actual	Kobus leche	AMNH
Actual	Alces alces	AMNH
Actual	Blastocerus dichotomus	NMNH
Actual	Hippocamelus bisulcus	NMNH
Actual	Odocoileus virginianus	AMNH
Actual	Ozotoceros bezoarticus	NMNH
Actual	Pudu puda	NMNH
Actual	Rangifer tarandus	MHNL
Actual	Axis porcinus	AMNH
Actual	Elaphurus davidianus	AMNH
Actual	Rucervus duvaucelii	AMNH
Actual	Elaphodus cephalophus	AMNH
Actual	Muntiacus muntjak	AMNH
Actual	Hydropotes inermis	AMNH
Actual	Giraffa camelopardalis	AMNH/MNCN
Actual	Okapia johnstoni	AMNH
Actual	Moschus moschiferus	AMNH
Actual	Moschiola meminna	AMNH
Actual	Tragulus javanicus	AMNH
Actual	Tragulus napu	AMNH
Actual	Antilocapra americana	AMNH
Pue	Gazella borbonica	MNHN/MPZ
St. Vall	Gazella borbonica	MHNL
Pue	Gazellospira torticornis	MNHN
Vya	Gazellospira torticornis	MNHN/MHNL
Vya/ St. Vall.	Leptobos elatus	MHNL
Pue	Gallogoral meneghini	MNHN
Vya	Hesperidoceros merlae	Andrés, 2011
Pue	Croizetoceros ramosus	MNHN
Vya	Croizetoceros ramosus	MHNL
St. Vall.	Croizetoceros ramosus	MHNL
Pue	Eucladoceros senezensis	MNHN
Se	Eucladoceros senezensis	NHMB
St.Vall.	Eucladoceros senezensis	MHNL
Se	Metacervoceros rhenanus	NHMB
St. Vall.	Metacervoceros rhenanus	MHNL
Vya	Arvernoceros ardei/Cervus perrieri	MHNL

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el ESCAFOIDES

Sig Yac	ESPECIE									Nº Individuos estudiados
		Es 1	Es 2	Es 3	Es 4	Es 5	Es 6	Es 7	Es 8	
Act	Aepyceros melampus	1	2	2	2	1	2	2	1	8
Act	Alcelaphus buselaphus	2	2	1	1	1	2	1	1	10
Act	Oreotragus oreotragus		2	2	1	2	2	2	2	3
Act	Gazella bennettii	2	2	2	2	1	2	2	2	3
Act	Raphicerus melanotis	1	1	2	2	1	1	1	2	1
Act	Raphicerus campestris	1	1	2	2	1	1	1	1	4
Act	Saiga tatarica	1	2	1	2	1	2	1	1	6
Act	Litocranius walleri	1	2	2	2	1	2	1	1	3
Act	Madoqua kirki	1	2	2	2	1	2			2
Act	Antidorcas marsupialis	1	1	1	2	1	1	2	1	10
Act	Gazella cuvieri	2	2	2	2	1	2	2	1	58
Act	Gazella dorcas	2	2	1	2	1	1	2	1	60
Act	Nanger dama	1	1	2	2	1	3	2	1	60
Act	Tragelaphus scriptus	1	1	2	2	1	2	1	2	9
Act	Tragelaphus spekii	1	2	1	1	1	3	1	2	11
Act	Taurotragus oryx	1	1	1	1	2	3	2	2	6
Act	Rupicapra rupicapra	2	2	2	2	1	2	2	1	4
Act	Sylvicapra grimmia	1	1	1	2	1	1	2	1	8
Act	Addax nasomaculatus	2	2	1	1	1	3	2	2	3
Act	Oryx dammah	2	1	1	1	1	2	1	1	2
Act	Kobus leche	1	2	2	1	1	2	2	1	2
Act	Odocoileus virginianus	1	2	2	1	1	3	1	1	4
Act	Alces alces	1	1	1	1	2	2	1	1	5
Act	Pudu puda	1	2	2	1	1	2			5
Act	Rangifer tarandus	1	1	1	1	1	2	2	1	2
Act	Rucervus duvaucelii	1	1	2	1	1	1	2	2	1
Act	Axis porcinus	1	2		1	2	1	2	2	3
Act	Elaphurus davidianus	2	2	1	2	1	2	1	2	3
Act	Muntiacus muntjac		1	1	1	2	2	1	2	6
Act	Elaphodus cephalophus	2	1	1	1	1	2	1	2	5
Act	Hydropotes inermis	1	1	2	2	1	1	2	1	3
Act	Giraffa camelopardalis			1	2	1	1	2	1	3
Act	Okapia johnstoni			2	2	1	3	2	1	6
Act	Moschus moschiferus	2	1	2	2	1	3	2	2	3
Act	Hyemoschus aquaticus	2	1	2	1	1	1	1		6
Act	Moschiola meminna		1	2	2	1	1	2		2
Act	Tragulus javanicus	2	2	2	2	1	1	2	2	2
Act	Antilocapra americana	1	2	1	1	1	3	1	2	13
Pue	Gazella borbonica	1	1		1	1	1	2		1
Vya	Gazellospira torticornis	2	1	1	2	1	1	2	1	1
Pue	Croizetoceros ramosus	1	2	1	1	2	2	1		1

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el SEMILUNAR

Sig Yac	ESPECIE	Sm 1	Sm 2	Sm 3	Sm 4	Sm 5	Nº Individuos estudiados
Act	Aepyceros melampus	2	2		2	2	11
Act	Alcelaphus buselaphus		1	2	1	1	10
Act	Oreotragus oreotragus	1	1	3	3	1	3
Act	Gazella bennettii	2	2	1	3	1	3
Act	Raphicerus melanotis	2	1	1	2	1	1
Act	Raphicerus campestris	1	1	1	3	1	4
Act	Saiga tatarica	2	2	1	3	1	6
Act	Litocranius walleri	2	1	1	3	1	3
Act	Madoqua kirki	1	1	1	3	2	1
Act	Antidorcas marsupialis	2	2	1	3	2	10
Act	Gazella cuvieri	1	1	1			58
Act	Gazella dorcas	1	1	1			60
Act	Nanger dama	2	2	2			60
Act	Tragelaphus scriptus	1	2	3	1	1	8
Act	Tragelaphus spekii	2	2	2	3	1	9
Act	Taurotragus oryx	2	2	3	1	2	6
Act	Rupicapra rupicapra	1	1	1	2	1	4
Act	Sylvicapra grimmia	1	1	1	3	2	9
Act	Addax nasomaculatus	2	1	1	1	1	3
Act	Oryx dammah	1	1	1	1	2	2
Act	Kobus leche	2	2	1	1	2	2
Act	Odocoileus virginianus	1	2	1	2	2	3
Act	Alces alces	2	2	1	2	2	5
Act	Pudu puda	2	2		1	1	5
Act	Rangifer tarandus				1	1	2
Act	Rucervus duvaucelii	2	2	1			1
Act	Axis porcinus	2	2		1	2	3
Act	Elaphurus davidianus	2	2	1	1	2	3
Act	Muntiacus muntjac	2	2	3	2	1	6
Act	Elaphodus cephalophus		2	3	1	2	5
Act	Hydropotes inermis	2	2	1	1	2	3
Act	Giraffa camelopardalis	2	2	2	1	1	3
Act	Okapia johnstoni	2	1	2	1	1	1
Act	Moschus moschiferus	2	1	1	1	1	3
Act	Hyemoschus aquaticus	2	2	1	2	1	5
Act	Moschiola meminna	2			2	1	1
Act	Tragulus javanicus	1	2	1	2	1	2
Act	Antilocapra americana	1	1	3	3	1	13
Pue	Croizetoceros ramosus	2	2	1	1	2	1
Pue	Gazella borbonica	2	2	1		1	4

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el PIRAMIDAL

Sigla Yacimiento	ESPECIE						Nº Individuos estudiados
		Pr 1	Pr 2	Pr 3	Pr 4	Pr 5	
Act	Aepyceros melampus	1	3	1	2	2	8
Act	Alcelaphus buselaphus	1	2	2	1	2	10
Act	Oreotragus oreotragus	1	2	2	2		2
Act	Gazella bennettii	1	2	1	1	2	3
Act	Raphicerus melanotis	1	3	2	2	2	1
Act	Raphicerus campestris	1	2	1	2	2	4
Act	Saiga tatarica	1	2	2	2	2	6
Act	Litocranius walleri	1	2	2	2	2	3
Act	Madoqua kirki	1	1	2	2	2	1
Act	Antidorcas marsupialis	1	2	1	1	2	10
Act	Tragelaphus scriptus	1	2	2	1	1	9
Act	Tragelaphus spekii	2	2	2	2	2	10
Act	Taurotragus oryx	2	2	2	1	2	6
Act	Rupicapra rupicapra	1	2	2	1	2	4
Act	Sylvicapra grimmia	1	2	1	2	1	11
Act	Addax nasomaculatus	1	2	2	2	2	4
Act	Oryx dammah	1	2	2	2	2	2
Act	Kobus leche	1	3	2	2	2	2
Act	Odokoileus virginianus	2	3	2	1	1	4
Act	Alces alces	1	3	2	1	1	5
Act	Pudu puda	1	1	2	1	1	4
Act	Rangifer tarandus	1	2	2	1	2	2
Act	Rucervus duvaucelii	1	2	1	1	2	1
Act	Axis porcinus	2	2	2	1	2	4
Act	Elaphurus davidianus	2	3	1	1	1	3
Act	Muntiacus muntjac	1	2	2	1	1	6
Act	Elaphodus cephalophus	1	2	2	1	2	5
Act	Hydropotes inermis	2	2	2	1	1	3
Act	Giraffa camelopardalis	2	2	1	1		3
Act	Okapia johnstoni	2	3	2	1		6
Act	Moschus moschiferus	1	1	2	2		3
Act	Hyemoschus aquaticus	1	2	1	1	2	4
Act	Moschiola meminna	1	3	1	1	2	1
Act	Tragulus javanicus	2	3	1	1		2
Act	Antilocapra americana	1	1	2	2	2	13
Pue	Croizetoceros ramosus	1	2	1	1	2	1
Pue	Gazella borbonica	1	2	1	2	1	2

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el PISIFORME

Sig Yac	ESPECIE	Ps 1	Ps 2	Ps 3	Ps 4	Nº Individuos estudiados
Act	Aepyceros melampus	2	1	1	1	9
Act	Alcelaphus buselaphus	2	1	1	1	9
Act	Oreotragus oreotragus	2	1	1	2	1
Act	Gazella bennettii	2	2	1	1	3
Act	Raphicerus melanotis	2	1	1	1	1
Act	Raphicerus campestris	2	1	1	1	3
Act	Saiga tatarica	3	2	1	1	5
Act	Litocranius walleri		1	1	1	3
Act	Madoqua kirki	2	1	1	2	2
Act	Antidorcas marsupialis	2	1	2	1	10
Act	Gazella cuvieri	2	1	1	1	58
Act	Gazella dorcas	3	2	1	1	60
Act	Nanger dama	2	1	2	1	60
Act	Tragelaphus scriptus	2	1	1	1	9
Act	Tragelaphus spekii	2	1	1	1	8
Act	Taurotragus oryx	1	1	2	1	6
Act	Rupicapra rupicapra	2	1	1	2	3
Act	Sylvicapra grimmia	2	1	1	2	13
Act	Addax nasomaculatus	2	1	1	1	4
Act	Oryx dammah	2	1	1	1	2
Act	Kobus leche	1	1	1	1	2
Act	Odocoileus virginianus		1	1	1	3
Act	Alces alces	2	1	1	1	5
Act	Pudu puda	1	1	1	2	4
Act	Rangifer tarandus	1	1	1	1	2
Act	Rucervus duvaucelii	2	1	1	1	1
Act	Axis porcinus		1	1	1	4
Act	Elaphurus davidianus	1	1	1	1	3
Act	Muntiacus muntjac	2	1	1	2	5
Act	Elaphodus cephalophus	2	1	1	1	5
Act	Hydropotes inermis	2	1	1	2	2
Act	Giraffa camelopardalis	1	1	1	1	1
Act	Okapia johnstoni	1	2	1	1	6
Act	Moschus moschiferus	2	1	2	2	3
Act	Hyemoschus aquaticus	2	2	2		2
Act	Tragulus javanicus	2	1	1	2	1
Act	Antilocapra americana	2	1	2	1	12
Pue	Croizetoceros ramosus	1	2	1	1	1
Se	Gallogoral meneghini	1	1	2	1	3

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el MAGNOTRAPEZOIDE

Sig Yac	ESPECIE	Mg 1	Mg 2	Mg 3	Mg 4	Mg 5	Nº Individuos estudiados
Act	Aepyceros melampus	2	1	2	2	2	8
Act	Alcelaphus buselaphus	2	2	1	3	2	9
Act	Oreotragus oreotragus	1	2	1	1	1	4
Act	Gazella bennettii	2	2	1	2	2	3
Act	Raphicerus melanotis	1	1	2	1	2	1
Act	Raphicerus campestris	2	2	1	1	2	4
Act	Saiga tatarica	2	1	1	2	1	6
Act	Litocranius walleri	2	1	2	1	2	3
Act	Madoqua kirki	2	1	1	1	1	2
Act	Antidorcas marsupialis	2	1	1	2	2	10
Act	Gazella cuvieri		1			2	58
Act	Gazella dorcas		1			2	60
Act	Nanger dama		1		2	1	60
Act	Tragelaphus scriptus	2	2	2	1	1	10
Act	Tragelaphus spekii	2	2	1	3	1	11
Act	Taurotragus oryx	2	2	1	1	1	6
Act	Rupicapra rupicapra	2	1	1	2	1	4
Act	Sylvicapra grimmia	2	2	2	1	2	12
Act	Addax nasomaculatus	2	2	1	1	2	4
Act	Oryx dammah	2	2	1	3	1	2
Act	Kobus leche	2	2	1	1	1	2
Act	Odocoileus virginianus	2	2	2	3	1	4
Act	Alces alces	1	2	2	3	2	4
Act	Pudu puda	2	1	2	3	2	3
Act	Rangifer tarandus	2	1	2	3	1	2
Act	Rucervus duvaucelii	2	2	2	3	2	1
Act	Axis porcinus	2	2	2	3	1	4
Act	Elaphurus davidianus	1	1	2	3	1	3
Act	Muntiacus muntjac	1	2	2	3	1	6
Act	Elaphodus cephalophus	1	2	1	3	1	5
Act	Hydropotes inermis	1		1	3	1	3
Act	Giraffa camelopardalis	2	2	1	3	1	3
Act	Okapia johnstoni	2	2	2	3	1	6
Act	Moschus moschiferus	2	1	1	1	2	3
Act	Hyemoschus aquaticus	2	2				3
Act	Moschiola meminna	2	2				1
Act	Tragulus javanicus	2	2				2
Act	Antilocapra americana	2	1	1	2	1	13
Pue	Croizetoceros ramosus	2	2		1	2	1
Pue	Gazella borbonica	2	1		1	2	4
Vya	Gazellospira torticornis	2	2	1	1	2	1

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el UNCIFORME

Sigla Yacimiento	ESPECIE					Nº Individuos estudiados
		Un 1	Un 2	Un 3	Un 4	
Act	Aepyceros melampus	2	2			8
Act	Alcelaphus buselaphus	2	2	1	1	9
Act	Oreotragus oreotragus	2		2		3
Act	Gazella bennettii	2	2	2	1	3
Act	Raphicerus melanotis	2	2	2	2	1
Act	Raphicerus campestris		2	2	2	3
Act	Saiga tatarica	2	2	2	1	6
Act	Litocranius walleri	2	1	2	2	3
Act	Madoqua kirki	3	1	1	1	2
Act	Antidorcas marsupialis	2	2	2		10
Act	Gazella cuvieri	2		2	1	58
Act	Gazella dorcas	3		2	1	60
Act	Nanger dama	2		2	2	60
Act	Tragelaphus scriptus	2	2	2	2	9
Act	Tragelaphus spekii	2		2	2	11
Act	Taurotragus oryx	2	2	2		6
Act	Rupicapra rupicapra	2	2	2	1	4
Act	Sylvicapra grimmia	2	2	2	2	12
Act	Addax nasomaculatus	1	2	2		3
Act	Oryx dammah	1	1			2
Act	Kobus leche	1	1	2	2	2
Act	Odocoileus virginianus	2	2	1	2	4
Act	Alces alces	3	1	2	2	4
Act	Pudu puda	3	2	1		2
Act	Rangifer tarandus	2	2	2	2	2
Act	Rucervus duvaucelii	2	2	2	2	1
Act	Axis porcinus	2	2	2	2	4
Act	Elaphurus davidianus	2	2	1	2	3
Act	Muntiacus muntjac	2	2	2	2	6
Act	Elaphodus cephalophus	2	2	2	2	5
Act	Hydropotes inermis	3	2	1	2	3
Act	Giraffa camelopardalis	2	2	2		3
Act	Okapia johnstoni	1	2	2		6
Act	Moschus moschiferus	2	2	2	2	4
Act	Hyemoschus aquaticus	2	2	2	2	4
Act	Moschiola meminna	2	1	2		1
Act	Tragulus javanicus	1	2	2		1
Act	Antilocapra americana	2	1	2	1	13
Pue	Croizetoceros ramosus	2	2	2	2	1
Vya	Croizetoceros ramosus	3	2	2	2	1
Pue	Gazella borbonica	2	2	2	1	4
Vya	Gazellospira torticornis	2	2	2	1	1

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el ASTRÁGALO

Sig Yac	ESPECIE																				
		As 1	As 2	As 3	As 4	As 5	As 6	As 7	As 8	As 9	As 10	As 11	As 12	As 13	As 14	As 15	As 16	As 17	As 18	As 19	As 20
Act	Aepyceros melampus	1	2	1	1	2	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2
Act	Alcelaphus buselaphus	1	1	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	2	2	1			1	1	2
Act	Oreotragus oreotragus	2	2	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	2	2	1	2	1	2	1	2
Act	Gazella bennettii	1	1	1	1	2	1		1	1	2	1	2	1	1	2	1	1	2	1	2
Act	Raphicerus melanotis	1	2	1	1	2	2	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1	2
Act	Raphicerus campestris	1	2	1	2	2	2	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	1	2
Act	Saiga tatarica	1	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2
Act	Litocranius walleri	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1	2
Act	Madoqua kirkii	1	2	1	1	2	2	2	2	1	1	1	2	2	1	2		1	2	1	2
Act	Antidorcas marsupialis	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	1	2
Act	Tragelaphus scriptus	1	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1		2	1	2
Act	Tragelaphus spekii	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	1	2	2	1	2
Act	Taurotragus oryx	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1			2	1	2
Act	Rupicapra rupicapra	1	2	1	1	2	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1	1	2	2	1	2
Act	Sylvicapra grimmia	1	2	1	1		2	2	1	2	1	1	2	2	2	1	1	1	2	1	2
Act	Addax nasomaculatus	1	2	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2	1	2
Act	Oryx dammah	1	2	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2	1	2
Act	Kobus leche	1	2	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	2
Act	Odocoileus virginianus	1	1	1	2	2	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	1		2	2	2
Act	Alces alces	1	1	1	1		2	2	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	2
Act	Pudu puda	1	2	2	1	2	1	2	1	1	2	1	2	2	2	2	1	1	2	1	2
Act	Hippocamelus bisulcus	1	1	1	1	1	2	2	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1	2
Act	Rangifer tarandus	1	2	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	2	1	2
Act	Rucervus duvaucelii	1	1	2	1	2	1	1	2	1	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1	2
Act	Axis porcinus	1	2	1	1	1	2	2	2	1	2	1	1	2	1	2			2	1	2
Act	Elaphurus davidianus	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2
Act	Muntiacus muntjac	1	2	2	1	2	1	2	1	2	1	1	1	2	1	2		1	2	1	2
Act	Elaphodus cephalophus	1	2	2	1	2	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	2	1	2
Act	Hydropotes inermis	1	1	1	2	2	1	3	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	2
Act	Okapia johnstoni	2	2	2	1		1	2	1			2	2	2	2	2	2	2	1	1	1
Act	Giraffa camelopardalis	3	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1
Act	Moschus moschiferus	1	1	1	1	2	1	2	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	2	1	2
Act	Hyemoschus aquaticus	2	2	1	2	1	2	2	2	1	2	1	2	2	2	2	1		2	1	2
Act	Moschiola meminna	1	2	1	2	1	2	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2
Act	Tragulus javanicus	1	2	1	2	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
Act	Antilocapra americana	1	1	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2
St. Vall./Pue	Gazella borbonica	1	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Vya	Gazellospira torticornis	1	1	2	1	2	1		1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2
St. Vall.	Leptobos elatus	1	1	1	1	1	1		1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2
Pue	Croizetoceros ramosus	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2		1	2	1	2
Vya	Croizetoceros ramosus	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2		1	2	1	2
St. Vall.	Croizetoceros ramosus	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2		1	2	1	2
St. Vall.	Eucladoceros senezensis	2	2	1	2	2	1	2		2	1	1	1		1	1	1	1	2	1	1
Pue	Eucladoceros senezensis	2	2	1	1	2	1	2		1	2	1	1		1	1	1	1	2	1	1
Vya	Hesperidoceras merlae			1		1			1	1								2	2		

Sig Yac	ESPECIE	As 21	As 22	As 23	As 24	As 25	As 26	As 27	As 28	As 29	As 30	As 31	As 32	As 33	As 34	As 35	As 36	As 37	Nº Individuos estudiados
Act	Aepyceros melampus	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	2	2	10
Act	Alcelaphus buselaphus	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	10
Act	Oreotragus oreotragus	1	1	2	1	1	2		1				1	1	1	2	2	2	4
Act	Gazella bennettii	1	1	2	1	1	2		1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	3
Act	Raphicerus melanotis	2	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1
Act	Raphicerus campestris	2	1	1	1	1	2		2	1	1		1	1	1	1	2	2	4
Act	Saiga tatarica	1	1	2	2	2	1	2	3	1	1	2	1	1	1	2	2	2	6
Act	Litocranius walleri		2	1	2	1	2		2	2	2	3	1	1	1	2	2	2	3
Act	Madoqua kirkii	2	2	1	1	2	2	2	1	2	2		1	2	1	1	1	2	7
Act	Antidorcas marsupialis	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	10
Act	Tragelaphus scriptus	1	1		1	1	2	1	2	1	1		1	1	1	1	2	1	9
Act	Tragelaphus spekii	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	2	2	2	1	2	2	2	12
Act	Taurotragus oryx	2	1	2	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	6
Act	Rupicapra rupicapra	2	2	2	1	2		1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	2	3
Act	Sylvicapra grimmia		2		1	1	2	1	2	2	1	1	1	1	1	2	2	2	15
Act	Addax nasomaculatus	1	2	2	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	4
Act	Oryx dammah	1	2	2	2	1	2	1	2	2	1	2	1	2	1	1	2	2	2
Act	Kobus leche	2	2	1	2	1	2	1	2	1	1		1	1	1	2	2	1	2
Act	Odocoileus virginianus	1	1		1	1	2		2	1	1	3	1	1	1	2	1	2	4
Act	Alces alces	2	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	7
Act	Pudu pudu	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	5
Act	Hippocamelus bisulcus	2	2	2	1	2	1	1	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	1
Act	Rangifer tarandus	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1	3	1	2	1	2	1	2	2
Act	Rucervus duvaucelii	2	2	1	1	2	1	2	3	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1
Act	Axis porcinus		2		1	1	2		2	1	1		1	1	1	1	2	2	4
Act	Elaphurus davidianus	1	2	1	1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	1	2	2	2	3
Act	Muntiacus muntjac	1	1	1	1	1	2		1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	5
Act	Elaphodus cephalophus		2	2	1	1	1	2	1	1	1		1	1	1	1	2	2	6
Act	Hydropotes inermis	1	1	2	1	1	2		2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	4
Act	Okapia johnstoni	2	2	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	2	1	2	1	2	6
Act	Giraffa camelopardalis		2	2	2	2	2		2	2	1	1	1	1	1	2	1	2	5
Act	Moschus moschiferus	2	1	2	1	2	1	2	1	1	1	3	1	1	1	1	1	2	4
Act	Hyemoschus aquaticus	1	2	2	1	2	2	2	3	2	1	2	2	2	2	2	2	2	5
Act	Moschiola meminna	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1
Act	Tragulus javanicus	2	2	2	1	2	2	2	3	2	1	1	2	2	1	2	2	2	2
Act	Antilocapra americana	1	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2	1	2	14
St. Vall./Pue	Gazella borbonica	1	1	2	1	1	2		2	2	1	3	1	1	1	2	1	2	2/22
Vya	Gazellospira torticornis	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	2	1		1	2	1	2	18
St. Vall.	Leptobos elatus	1	2	1	2	1	1		2	2	1	2	1	1	1	2	1	2	13
Pue	Croizetoceros ramosus	1	1	2	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	5
Vya	Croizetoceros ramosus	1	1	2	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	3
St. Vall.	Croizetoceros ramosus	1	1	2	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	2	37
St. Vall.	Eucladoceros senezensis	2	2	1	2	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	1		21
Pue	Eucladoceros senezensis	1	2	1	2	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	1		3
Vya	Hesperidoceras merlae		1					1	2					1					1

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el CALCÁNEO

Sig Yac	ESPECIE	Cc 1	Cc 2	Cc 3	Cc 4	Cc 5	Cc 6	Cc 7	Cc 8	Cc 9	Cc 10	Cc 11	Cc 12	Cc 13	Cc 14
Act	Aepyceros melampus	1	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1
Act	Alcelaphus buselaphus	2	1	2	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1
Act	Antidorcas marsupialis	1	1	2	2	1		2	2	2	2	1	2	1	1
Act	Gazella bennettii	1	2	2	2	1		3	1	2	1	2	2	1	1
Act	Gazella cuvieri	1	2	1	2	1	2	1	2	2	1	1	2	1	1
Act	Gazella dorcas	1	1	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	1	1
Act	Litocranius walleri	1	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	1	1
Act	Madoqua kirki	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	1
Act	Nanger dama	1	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1
Act	Oreotragus oreotragus	1	2	2	1	1	1	3	2	1	1	2	2	1	1
Act	Raphicerus campestris	1	1	2	2	1	1	3	1	1	1	1	2	1	1
Act	Raphicerus melanotis	1	2	2	2	1	2	1	1	2	2	1	2	1	1
Act	Saiga tatarica	1	2	1	2	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1
Act	Taurotragus oryx	2	1	2	1	1		2	1	1	1	1		2	1
Act	Tragelaphus scriptus	2	1	2	1	1		3	2	1	1	2		1	2
Act	Tragelaphus spekii	2	2	1	1	1	2	1	2	1	1	2	2		2
Act	Ammotragus lervia	2	2	2	1	2	2	1	2	1	1	2	2	2	
Act	Rupicapra rupicapra	2	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1
Act	Sylvicapra grimmia	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	2	2	1
Act	Addax nasomaculatus	1	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2
Act	Oryx dammah	2	1	2	1	1	2	1	1	2	2	3	1	1	1
Act	Kobus leche	2	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2	1
Act	Alces alces	1	2	2	1	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2
Act	Hippocamelus bisulcus	2	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1	2	2	1
Act	Odocoileus virginianus	1	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1
Act	Ozotoceros bezoarticus	2	1	2	1	2	2	2	2	1	1	1	2	1	1
Act	Pudu puda	1	2	2	1	1	2	1	2	1	1	2	2	2	1
Act	Rangifer tarandus	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1
Act	Axis porcinus	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2
Act	Elaphurus davidianus	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1
Act	Rucervus duvaucelii	1	1	2	1	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2
Act	Elaphodus cephalophus	1	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2		1
Act	Muntiacus muntjac	1	2	2	1	1	2	1	2	1	1	1	1	2	1
Act	Hydropotes inermis	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1
Act	Giraffa camelopardalis	2	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	2	1
Act	Okapia johnstoni	2	1	1	1	2	2	1	2	1	1	2	2	2	1
Act	Moschus moschiferus	1	2	2	1	1	2	1	2	1	1	1	2	2	1
Act	Hyemoschus aquaticus	1	2	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2
Act	Moschiola meminna	1	1	2	2	1	1	3	2	2	1	2	2	2	2
Act	Tragulus javanicus	1	1	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2
Act	Antilocapra americana	1	1	1	1	2		2	1	2	2	2	2	1	1
St. Vall.	Gazella borbonica	2	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	1	1
Pue	Gazella borbonica	1	2	2	2	1	2	2	1	2	2	2	2	1	1
Vya/Pue	Gazellospira torticornis	2	2	2	1	1	2	1	2	1		2	2	2	1
St. Vall.	Leptobos elatus	2	2	1	1	1	2	2	2	1	2	2	1	2	2
Se	Leptobos etruscus	2	2	1	1	1	2	2	1	1	2	2	1	2	2
Pue	Croizetoceros ramosus	2	1	2	2	2	2	1	2	1	1		2	1	1
St. Vall.	Croizetoceros ramosus	2	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2		1
Vya	Croizetoceros ramosus	2	1	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2	1	2
St. Vall.	Eucladoceros senezensis	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1
Pue	Eucladoceros senezensis	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1

ESPECIE	Cc 15	Cc 16	Cc 17	Cc 18	Cc 19	Cc 20	Cc 21	Cc 22	Cc 23	Nº Individuos estudiados
Aepyceros melampus	2	1	2	1	1	2	1	1	2	8
Alcelaphus buselaphus	1	1	2	1	1	1	1	1	2	10
Antidorcas marsupialis	2	1	3	2	3	2	1	1	2	9
Gazella bennettii	2	1	2	1	2	2	1	2	2	3
Gazella cuvieri	2	1								58
Gazella dorcas	2	1	3	1		2	1	2	2	60
Litocranius walleri	1	1	2	1	2	2	2	2	2	3
Madoqua kirkii	2	1	1	1	1	2	1	2	2	7
Nanger dama	2	1	2	1		2	2	2		59
Oreotragus oreotragus	1	1	1	1	2	1	2	2	2	3
Raphicerus campestris	2	1	2	1	2	2	1	1	2	4
Raphicerus melanotis	2	1	2	1	2	2	2	2	2	1
Saiga tatarica	2	1	1	1	2	2	2	1	1	6
Taurotragus oryx	2	2	1	1	2	1	1	1	2	5
Tragelaphus scriptus	1	1	2	2	2	2	1	1	1	9
Tragelaphus spekii	1	1	1	1	1	1	2	2	2	12
Ammotragus lervia	2	1	1	1	3	1	2	2	2	24
Rupicapra rupicapra	2	1	1	1	2	1	2	1	2	3
Sylvicapra grimmia	1	1	1	1	2	2	2	2	2	15
Addax nasomaculatus	2	1	2	1	1	2	1	1	2	4
Oryx dammah	2	1	2	1	1		2	1	2	2
Kobus leche	2	2	2	1	1	2	1	2	2	2
Alces alces	1	1	2	1	2	2	2	1	2	6
Hippocamelus bisulcus	1	1	1	1	2	2	2	2	2	1
Odocoileus virginianus	1	1	1	2	2	1	2	1	1	4
Ozotoceros bezoarticus	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1
Pudu puda		1	1	1	1	2	2	1	2	5
Rangifer tarandus	1	2	2	1	3	2	1	2	2	2
Axis porcinus	2	1	1	1	2	1	2	1	2	4
Elaphurus davidianus	1	1	1	1	2	1	2	1	2	3
Rucervus duvaucelii	1	2	2	1	2	2	2	1	2	1
Elaphodus cephalophus	1	1	1	1	2	2	2	2	2	5
Muntiacus muntjac	2	1	1	2	2	2	2	2	2	3
Hydropotes inermis	1	1	2	2	1	1	1	1	1	4
Giraffa camelopardalis	1	1	2	1	3	1	1	1	2	4
Okapia johnstoni	2	1	3	1	3	2	1	2	2	6
Moschus moschiferus	2	1	1	1	2	2	2	2	2	4
Hyemoschus aquaticus	2	2	1	1	1	2	2	2	1	4
Moschiola meminna	2	2	1	1	1	2	2	2	1	2
Tragulid javanicus	2	2	1	2	1	2	2	2	1	2
Antilocapra americana	1	1	2	1	2	2	1	1	2	11
Gazella borbonica	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2
Gazella borbonica	2	1	2	1	2	2	2	1	2	12
Gazellospira torticornis	2	1		1	2	2	2	2	2	7/5
Leptobos elatus	2	2	2	1	3	2	1	1	2	2
Leptobos etruscus	2	1	1	1	3	2	1	1	2	5
Croizetoceros ramosus	2	1	3	1	2	2	1	2	2	2
Croizetoceros ramosus	2	1	1	1	2	1	2	1	2	12
Croizetoceros ramosus	1	1	1	1	2	1	1	2	2	2
Eucladoceros senezensis	2	1	1	1	2	2	2	1	1	17
Eucladoceros senezensis	1	1	1	1	2	2	2	1	1	3

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el CUBONAVICULAR

Sig Yac	ESPECIE	Cb 1	Cb 2	Cb 3	Cb 4	Cb 5	Cb 6	Cb 7	Cb 8	Cb 9	Cb 10	Cb 11	Cb 12	Cb 13	Cb 14	Nº Individuos estudiados
Act	Aepyceros melampus	1	2	2	2	1	1	2		1	1	1	2	2	1	11
Act	Alcelaphus buselaphus	1	2	2	2	1	2	3	2	1	1	1	1	2	2	8
Act	Oreotragus oreotragus	1	2	2	2	2	1			2	1	1	1	2	1	3
Act	Gazella bennettii	1	2	2	3	1	1		2	2	1	2	2	2	2	3
Act	Raphicerus melanotis	2	2	2	2	2	1	1	1	2	2	1	1	2	1	1
Act	Raphicerus campestris	2	2	1	2	1	1	1		1	1	2	2	2	2	4
Act	Saiga tatarica	1	2	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	6
Act	Litocranius walleri	1	2	1	2	1	1			1	1	2	2	2	2	3
Act	Madoqua kirki	1	1	1	2	1	1			2	1	1	2	1	2	5
Act	Antidorcas marsupialis	1	1	1	2	1	1		1	2	1	1	2	2	2	9
Act	Gazella cuvieri	1	1	2			1	1	1				1	2	2	58
Act	Gazella dorcas	1	2	2	3		1	2	1				2	2	2	60
Act	Nanger dama	1	1	2	3		1	2	2				2	2	2	60
Act	Tragelaphus scriptus	2	2	2	3	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	11
Act	Tragelaphus spekii	1	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	12
Act	Taurotragus oryx	1	1	1	2	1	1		1	1	1	1			1	5
Act	Rupicapra rupicapra	1	1	1	2	1	1	2	2	2	1	1	1	2	1	4
Act	Sylvicapra grimmia	1	2	1	2	1	1	2		1	1	1	2	2	1	12
Act	Addax nasomaculatus	1	2	2	1	2	2	3	2	1	1	1	2	2	2	4
Act	Oryx dammah	1	2	2	2	2	2	2		1	1	2	1	2	1	2
Act	Kobus leche	2	1	1	2	2	1	2	1	2	2	1	1	2	2	2
Act	Odocoileus virginianus	2	1	1	2	2	1			1	1	1	1	1	1	4
Act	Alces alces	2	2	2	3	2	1	3	2	1	1	1	1	1	1	4
Act	Pudu puda	2	2	1	1	2	1	3	2	1		1	1	2	1	5
Act	Hippocamelus bisulcus	2	2	2	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1	2	1
Act	Rangifer tarandus	2	1	2	1	2	1	3	2	2	1	1	1	1	1	2
Act	Rucervus duvaucelii	2	2	2	3	2	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1
Act	Axis porcinus	1	2	2	2	2	1	3		1	1	1	1	1	1	4
Act	Elaphurus davidianus	2	2	1	2	2	1	3	1	2	1	1	1	1	1	3
Act	Muntiacus muntjac	2	2	2	2	2	1	2	1	2		1	1	1	1	6
Act	Elaphodus cephalophus	2	2	2	1	2	1	3	1	2		1	1	1	1	5
Act	Hydropotes inermis	2	1	1	2	2	1			1	1	1			1	1
Act	Giraffa camelopardalis	2	2	1	2	1	1	1		1		1	1	2	1	4
Act	Okapia johnstoni	2	1	2	2	1	1	2	1	1		1	1	2	1	6
Act	Moschus moschiferus	1	2	1	2	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	3
Act	Hyemoschus aquaticus	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	1	1	1	1	5
Act	Moschiola meminna	1	2	2	1	2	1	2	2	2		1	1	2	1	2
Act	Tragulus javanicus	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	1	1	1	1	2
Act	Antilocapra americana	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	2	2	1	13
Pue/Vya	Croizetoceros ramosus	2	2	2	2			2	2	1	1	1	1	2	1	4/2
St.Vall/Pue	Gazella borbonica	1	1	1	2	1	1	2		1	1	1	2	2	1	1/12
Vya	Gazellospira torticornis	1	1	2	2	1	1			1	1	1	2	2	2	15
St.Vall	Leptobos elatus	1	2	2	1	2	1	1	2	1	1	1	2	2	1	8
Pue	Eucladoceros senezensis	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2
Vya	Hesperidoceras merlae				1						1	1	1			1

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el METACARPO

Sig Yac	ESPECIE	Mtc 1	Mtc 2	Mtc 3	Mtc 4	Mtc 5	Mtc 6	Mtc 7	Mtc 8	Mtc 9	Mtc 10	Mtc 11	Mtc 12	Mtc 13	Mtc 14	Mtc 15	Mtc 16	Mtc 17	Mtc 18
Act	Aepyceros melampus	1	2	2	2	1		1	2	1	1	3	2	2	2	2	2	2	1
Act	Alcelaphus buselaphus	1	2	2	2		2	1	2	2	2	2	1	2	2	1	5	3	2
Act	Oreotragus oreotragus	2	1	2	2	2	2	2	3	1	2	2	2	2	3	2	5	1	1
Act	Gazella bennettii	1	2	2	2	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	2	3	2	2
Act	Raphicerus melanotis	1	2	2	2	2	1	1	3	1	2	3	2	2	2	2	5	1	1
Act	Raphicerus campestris	1	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	2	2	2	5	2	1
Act	Saiga tatarica	1	2	2	1	1	1	2	1	2	1	4	2	2	3	1	4	2	1
Act	Litocranius walleri	1	2	2	2	1	2	1	2	1	1	1	2	2	2	1	5	2	2
Act	Madoqua kirki	1	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2		2	1	2	5	1	1
Act	Antidorcas marsupialis		2	2	2	1	1	1	2	2	1	1	2	2	2	1	2	3	3
Act	Gazella cuvieri	1	2	2	2	1	1	1	2	1	1	1	2	2				2	1
Act	Gazella dorcas	1	2	2	2	2	2	1	2	1	1	2	2	2	1	1	4	1	1
Act	Nanger dama	2	2	2	2		2	1	2	1	1	2	2	2	1	2	5	2	1
Act	Tragelaphus scriptus	2	2	2	2		2	2	1	1	2	2	1	2	2	1	5	2	1
Act	Tragelaphus spekii	1	2	2	2	2	2	1	1	1	2	1	1	1	2	2	4	1	1
Act	Taurotragus oryx	2	1	1	1		1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	4	3	1
Act	Rupicapra rupicapra	2	1	2	2	1	2	2	3	1	2	3	2	1		2	4	1	1
Act	Ammotragus lervia	2	1	1	2		1	1	3	1	2	1	2	1	1	2		2	1
Act	Sylvicapra grimmia	1	2	2	2	2	2	1	2	2	1	3	1	2	1	1	4	2	1
Act	Addax nasomaculatus	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	3	2	2	2	1	2	2	2
Act	Oryx dammah	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	3	2	2	1	2	2	1	1
Act	Kobus leche	1	2	2	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	4	1	1
Act	Odocoileus virginianus	1	2	2	2	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	5	1	1
Act	Alces alces	1	2	2	2		1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	4	3	1
Act	Pudu puda	2	1	1	2	2	2	1	1	1	2	4	1	2	1	2	2	2	2
Act	Rangifer tarandus	2	1	2	2	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	4	1	2
Act	Ozotoceros bezoarticus	1	2	2	2		2	1	2	1	1	4	1	1	2	1	2	1	1
Act	Rucervus duvaucelii	1	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	2	1	1	4	3	1
Act	Axis porcinus	1	1	2	2	2		1	1	2	2	1	1	1	2	1	5	3	3
Act	Elaphurus davidianus	1	2	2	2	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	2	5	2	1
Act	Muntiacus muntjac	2	1	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1
Act	Elaphodus cephalophus	2	1	2	2		1	1	3	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2
Act	Hydropotes inermis	2	2	2	2	1	1	1	2	1	2	2	2	1	2	1	1	2	2
Act	Giraffa camelopardalis	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	3	2
Act	Okapia johnstoni	2	2	2		2	2	1	2	1	2	1	1	3	2	1	2	2	1
Act	Moschus moschiferus	2	1	2	2	2	1	2	3	1	2	1	2	3	3	1	2	1	1
Act	Hyemoschus aquaticus	1	1	1			1	1		1				1	3	1	2	3	3
Act	Moschiola meminna	2	1	1			2				1	1				1	2	3	3
Act	Tragulus javanicus	2	1	1			1	2		1	1	1	2	1	3	2	2	3	3
Act	Antilocapra americana	1	2	2	2	1	1	1	2	1	1	4	2	2	2	1	2	2	1
Pue	Croizetoceros ramosus	1	2	2	2	1	2	1	1	2	2	1	1	2	1	2	3	2	2
Vya	Croizetoceros ramosus	1	2	2	2	1		1	1	1	2	1	1	2	1	2	3	2	2
St. Vall.	Croizetoceros ramosus	1	2	2	2	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1	2	3	2	2
Se	Metacervoceros rhenanus	2	2	2	2			1	1	1	1	1	1	2	1	1	4	3	2
Se	Eucladoceros senezensis	2	2	2	2			1	2	1	2	1	1	1	1	2	5	2	1
St. Vall.	Eucladoceros senezensis	2	2	2	2	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	2	5	2	1
Pue	Eucladoceros senezensis	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	5	2	1
Vya	A. ardei / C. perrieri	2	2	2	2		2	1	1	1	2	1	2	2	1	1	4	2	2
Pue	Gazella borbonica	1	2	2	2	1	1	2	1	1	1		2	2	1	1	4	1	1
St. Vall.	Gazella borbonica	1	2	2	2	1	1	2	1	1	1		2	2	1	1	4	1	1
Vya	Gazellospira torticornis	1	2	2	2	1	1	1		2	1	2	2	2	2	2	5	3	2
St. Vall.	Leptobos elatus	1	1	1	2	1		1		1	2	1	2	1		1	1	1	1
Pue	Galogoral meneghini	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2
Vya	Hesperidoceras merlae	1	1	1			1	1	3	1	2			1	2			2	1

Sig Yac	ESPECIE	Mtc 19	Mtc 20	Mtc 21	Mtc 22	Mtc 23	Mtc 24	Mtc 25	Mtc 26	Mtc 27	Mtc 28	ÍNDICE DE ROBUSTEZ	Nº Individuos estudiados
Act	Aepyceros melampus	2	2	3	1	1	3	2	1	1	1	13,71	8
Act	Alcelaphus buselaphus	2	3	2	1	1	1	2	3	1	1	10,85	10
Act	Oreotragus oreotragus	3	1	2	1	1	2	2	1	2	2	8,43	4
Act	Gazella bennettii	2	1	1	1	1	1	2	2	2	2	15,44	3
Act	Raphicerus melanotis	3	1	1	2	1	2	2	1	1	1	12,86	1
Act	Raphicerus campestris	1	3	2	2	1		2	1		1	14,84	4
Act	Saiga tatarica	2	1	2	1	3	1	2	1	1	1	12,16	6
Act	Litocranius walleri	2	2	3	1	1	1	2	1	2	2	18,87	3
Act	Madoqua kirkii	1	1	1	2	3	1	2	2	2	2	14,35	7
Act	Antidorcas marsupialis	2	3	2	1	1	3	2	1	1	2	14,68	10
Act	Gazella cuvieri		3	1	2	2	1	2	2	2	2	12,41	58
Act	Gazella dorcas	1	3	1	2	2	1	2	2	2	2	15,94	60
Act	Nanger dama	2	1	1	1	1	2	2	1		1	15,52	60
Act	Tragelaphus scriptus	1	2	2	1	3	1	2	1	2		11,33	9
Act	Tragelaphus spekii	3	3	3	1	3	1	2		2	1	11,44	12
Act	Taurotragus oryx	2	1	3	1	3	1	1	1	1	2	7,04	6
Act	Rupicapra rupicapra	2	1	2	1	1	1		2	1	2	9,36	4
Act	Ammotragus lervia	3	1	3	1	1	2		3	2	1	7,42	27
Act	Sylvicapra grimmia	2	2	2	2	1	3	2	1	1	1	12,71	15
Act	Addax nasomaculatus	2	2	1	2	1	1	1	3	2	1	9,98	4
Act	Oryx dammah	2	1	1	2	1	1	2	3	2	2	11,27	2
Act	Kobus leche	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	11,86	2
Act	Odocoileus virginianus	1	1	1	2	1	1	2	2	2	1	11,65	4
Act	Alces alces	2	1	1	1	1	3	2	1	1	1	8,15	4
Act	Pudu puda	2	2	1	2	1	2	1	2	2	1	6,44	5
Act	Rangifer tarandus	1	3	3	2	1	2	2	1		1	8,02 ♂ / 10,96 ♀	2
Act	Ozotoceros bezoarticus	1	3	1	2	1	1	1	2	1	1	14,15	3
Act	Rucervus duvaucelii	2	3	3	1	2	1	1	1	2	1	10,17	1
Act	Axis porcinus	3	2	1	1	2	2	2	1	1	1	9,38	4
Act	Elaphurus davidianus	2	2	2	2	1	2	1	1	2	1	9,15	3
Act	Muntiacus muntjac	3	1	2	1	2	1	2	2	2	1	8,04	6
Act	Elaphodus cephalophus	2	1	1	2	1		2	1		1	8,24	6
Act	Hydropotes inermis	1	2	2	2	3	1	2	1	2	1	12,8	4
Act	Giraffa camelopardalis	2	1	2	2	1		2	3	2	1	13,47	4
Act	Okapia johnstoni	2	3	3	1	3	1	2	3	2	1	9,71	6
Act	Moschus moschiferus	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	10,93	3
Act	Hyemoschus aquaticus	1	1	1	1	1	1	2	2		1	4,93	5
Act	Moschiola meminna	1	1		2						1	6,72	1
Act	Tragulus javanicus	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	6,21	1
Act	Antilocapra americana	2	1	1	1	1	3	2	1	1	2	13,65	10
Pue	Croizetoceros ramosus	1	2	1	1	1		1	1	2	1		6
Vya	Croizetoceros ramosus	1	2	1	1	1		1	1	2	1	12,33	7
St. Vall.	Croizetoceros ramosus	1	2	1	1	1		2	1	2	1	11,57	3
Se	Metacervoceros rhenanus	3	3	1	2	1	2	2	1		1	9,4	21
Se	Eucladoceros senezensis	1	2	3	1	1	2	2	1		1	10,2	17
St. Vall.	Eucladoceros senezensis	1	2	3	1	1	2	2	1		1	9,69	2
Pue	Eucladoceros senezensis	1	2	3	1	1	2	1	1		1	10,49	5
Vya	A. ardei / C. perrieri	2	1	1	2	1	2	2	1	2	1	10,58	1
Pue	Gazella borbonica	2	1	1	2	2	1	1	3	2	2	13,96	44
St. Vall.	Gazella borbonica	2	1	1	2	2	1	1	3	2	2		1
Vya	Gazellospira torticornis	2	1	1	1	3	1	1	3	2	2	10,6	16
St. Vall.	Leptobos elatus	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	6,67	6
Pue	Gallogoral meneghini	2	3	2		2	2	2	1	1	2	6,88	8
Vya	Hesperidoceras merlae		1	1		2	2		1	1		6,57	2

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para el METATARSO

Sig Yac	ESPECIE	Mtt 1	Mtt 2	Mtt 3	Mtt 4	Mtt 5	Mtt 6	Mtt 7	Mtt 8	Mtt 9	Mtt 10	Mtt 11	Mtt 12	Mtt 13	Mtt 14	Mtt 15	Mtt 16	Mtt 17	Mtt 18	Mtt 19	Mtt 20	Mtt 21	Mtt 22
Act	Aepyceros melampus	1	2	2	2		1	2	2	1	1	2	2	2	1	1	1	1	2	3	1	2	2
Act	Alcelaphus buselaphus	1	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1	2	2	1
Act	Oreotragus oreotragus	2	1	1	2	2	2	1	1	1	2	1		1	2	1	1	1	2	1	1	2	1
Act	Gazella bennettii	1	2	2	2	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1
Act	Raphicerus melanotis	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1
Act	Raphicerus campestris	1	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	2	2	1	3	1	1	2	1	1	3	2
Act	Saiga tatarica	1	2	2	2	2	1	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1
Act	Litocranius walleri	1	2	2	2	1	1	1	2	2	1	2	2	1	2	1	1	1	2	2	3	2	1
Act	Madoqua kirki	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	3	2
Act	Antidorcas marsupialis	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	1	2	2	1	2	1	1	2	3	1	2	1
Act	Gazella cuvieri	1	2	2	2		1	1	1	2	1	1	2	1	3	1	1	1	2	2	1	2	2
Act	Gazella dorcas	1	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	2	1	3	1	1	1	2	1	1	2	2
Act	Nanger dama	1	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	2	1	3	1	1	1	2	2	1	2	1
Act	Tragelaphus scriptus	1	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	2	1	1	2	2	1	3	2
Act	Tragelaphus speikii	1	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	3	2	1	2	2
Act	Taurotragus oryx	2	2	1	2		1	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	1	2	3	3	2	1
Act	Rupicapra rupicapra	2	2	2	2	2	2	2	3	1	1	2	2	2	1	1	2	1	2	2	3	1	1
Act	Ammotragus lervia	2	1	1	2	1	2	2	3	1	2	1		1	2	1	2	1	3	1	1	1	1
Act	Sylvicapra grimmia	1	2	2	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	2	1	1	2	2	3	2	2
Act	Addax nasomaculatus	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1	1	3	1	1	1	2
Act	Oryx dammah	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	3	1	1	2	1
Act	Kobus leche	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	2	1	1	2	2
Act	Odocoileus virginianus	1	2	2			1	3	1	2	2	2	1	1	1	2	2	1	3	3	2	2	1
Act	Alces alces	2	2	2	2		1	3	3	1	2	2	2	2	3	1	2	1	3	3	3	2	2
Act	Pudu puda	2	1	2	2		1	3	3	1	2	2	1	2	2	2	1	2	3	1	1	2	2
Act	Hippocamelus bisulcus	1	1	1	2		1	3	3	2	2	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	2	1
Act	Rangifer tarandus	2	2	2		2	1	3	3	1	2	2	2	1	2	2	2	1	2	3	1	1	1
Act	Ozotoceros bezoarticus	1	2	2	2		1	3	2	2	1	2	1	1	1	2	2	1	3	1	1	2	2
Act	Rucervus duvaucelii	1	2	2	2		1	3	1	1	2	2	1	1	1	2	2	1	2	2	1	2	1
Act	Axis porcinus	2	1	2	2		1	3	1	1	2	2	1	1	1	3	1	1	2	2	2	2	2
Act	Elaphurus davidianus	2	2	2	2		1	3	1	2	1	2	1	1	2	2	2	1	3	2	1	2	1
Act	Muntiacus muntjac	1	2	2	2		1	3	1	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	3	3	2	
Act	Elaphodus cephalophus	1	2	2	2		1	3	1	2	2	2	1	1	1	3	2	1	2	1	1	3	2
Act	Hydropotes inermis	2	2	2	2		1	3	3	2	2	2	2	1	1	1	2	1	3	1	1	2	2
Act	Giraffa camelopardalis	2	2	2		2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	1	1	1	2	2	1	2	1
Act	Okapia johnstoni	1	2	2		2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	2	2	2	2	2
Act	Moschus moschiferus	2	2	2	2		1	3	2	1	2	2	1	1	2	2	1	1	3	1	1	3	2
Act	Hyemoschus aquaticus	2	1	1		2	1	2	1	1	1		2	1	1	3	2	3	1	1	1	3	2
Act	Moschiola meminna	2	1	2	1	1	1			1			2		1	3	2	3	1	1	1		2
Act	Tragulus javanicus	1	1	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	3	2	2	1	2	1	3	1
Act	Antilocapra americana	1	2	2			1	3	1	1	1	2	2	2	1	1	2	1	3	1	1	1	1
Pue	Croizetoceros ramosus	1	2	2	2		1	3	3	1	2	2	1	1	1	2		1	2	2	1	2	2
Vya	Croizetoceros ramosus	1	2	2	2		1	3	3	1	2	2	1	1	1	2	1	1	2	2	1	2	2
St.Vall	Croizetoceros ramosus	1	2	2	2		1	3	3	1	2	2	1	1	1	2	2	1	2	2	1	2	2
Se	Metacervoceros rhenanus	1	2	2	2	2	1	3	2	1	1	2		1	1	2	2	1	2	3	1	2	2
St.Vall/Pue/Se	Eucladoceros senezensis	2	2	2	2	1	1	3	1	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	3	3	2	2
Vya	A. ardei / C. perrieri	2	2	2	2	2	1	3	1	1	2	2	1	2	1	2	2	1	2	2	1	3	2
Vya	Hesperidoceros merlae	2	1	1			2	1	3	1	2		2	1	1	2	2	2	2	1	2	1	
Pue/St. Vall.	Gazella borbonica	1	2	2	2	2	2	1	1	1	1	2		2	2	1		1	2	1	1	2	2
Vya	Gazellospira torticornis	1	2	2	2	2	1	1	2	2	1	2	1	2	1	2	2	1	2	1	1	2	2
Vya	Leptobos elatus	2	2	1	2	1	1	2	2	2	1	2	2	1	2	2	1	1	2	3	2	2	1
St. Vall	Leptobos elatus	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	1	2	3	3	2	2

Sig	Yac	ESPECIE	Mtt 23	Mtt 24	Mtt 25	Mtt 26	Mtt 27	Mtt 28	Mtt 29	Mtt 30	Mtt 31	Mtt 32	Mtt 33	Mtt 34	Mtt 35	Mtt 36	Mtt 37	Mtt 38	Mtt 39	Mtt 40	Mtt 41	Mtt 42	Mtt 43	Mtt 44
Act		Aepyceros melampus	3	1	1	2	1	1	2		1	1	2	2	1	1	2	1	3	2	2	2	1	2
Act		Alcelaphus buselaphus	2	2	1	2	2	1			2	1	2	2	1	1	2	2	3	3	1	2	1	1
Act		Oreotragus oreotragus	1	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2	3	2	1	2	2	2
Act		Gazella bennettii	3	1	1	2	2	1	2	2	1	1	2	2	1	1	2	1	3	2	2	2	2	2
Act		Raphicerus melanotis	1	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2	3	2	1	1	2	2
Act		Raphicerus campestris	2	2	1	2	2	2	1	2	1	1	2	1	1	1	2	2	3	1	1	1	2	2
Act		Saiga tatarica	3	2	1	2	2	1	2	2	1	1	2	2	1	1	2	2	3	2	2	2	2	2
Act		Litocranius walleri	3	2	1	2	3	1			1	1	2	2	1	1	2	1	3	2	1	2	1	1
Act		Madoqua kirki	2	2	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1	3	2	2	2	2	2
Act		Antidorcas marsupialis	3	1	1	2	3	1	2	2	1	1	2	2	1	1	2	1	3	2	1	2	2	2
Act		Gazella cuvieri	2	2	1	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1	1	2	1	3	2	2	2	1	2
Act		Gazella dorcas	3	1	1	2	2	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	1	3	1	1	2	1	2
Act		Nanger dama	3	2	1	2	2	1		2	1	1	1	2	1	1	2	1	3	2	2	2	1	2
Act		Tragelaphus scriptus	2	1	2	2	2	2	1	1	1	3	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1
Act		Tragelaphus spekii	2	2	1	1	2	2	1		2	3	1	1	2	1	2	2	1	2	2	1	2	2
Act		Taurotragus oryx	2	2	2	1	2	1	1	1	2	3	1	1	1	1	2	2	1	3	1	2	1	1
Act		Rupicapra rupicapra	2	2	1	2	2	1	2	2	2	3	2	1	1	2	2	1	2	3	1	2	2	1
Act		Ammotragus lervia	2	2	2	2	1	1	1	2	1	3	1	1	2	2	2	2	3	2	1	2	1	1
Act		Sylvicapra grimmia	3	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	2	2	2	3	1	1	2	2
Act		Addax nasomaculatus	2	2	1	2	2	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1	2	3	2	2	1	1
Act		Oryx dammah	2	2	1	2	2	2		2	1	3	2	1	1	1	2	2	1	3	1	2	1	1
Act		Kobus leche	1	2	1	2	2	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	2	2	3	1	1	2	2
Act		Odocoileus virginianus	3	1	1	1	1	2	1	2			1	1	2	2	1	2	3	2	1	1	2	2
Act		Alces alces	3	1	1	2	1	1	1	2		2	1	2	2	2	1	2	1	2	1	1	2	2
Act		Pudu puda	1	2	2		2	2	1	2		3		2	1	1	1	2	1	1	2	1	2	2
Act		Hippocamelus bisulcus	2	1	2	1	1	2	1	2		2	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2
Act		Rangifer tarandus	3	1	2	2	2	2	1	2		3	2	2	2	1	2	2	3	1	2	1	1	1
Act		Ozotoceros bezoarticus	2	1	2	2	1	1	2	2		2	1	2	1	2	1	2	3	2		1	2	2
Act		Rucervus duvaucelii	3	1	2	1	2	2	1	1		2	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2
Act		Axis porcinus	3	1	2	2	1	2	1	1		2	1	1	1	2	1	2	2	2	2	1	1	2
Act		Elaphurus davidianus	1	1	1	1	1	2	1	1		3	1	1	2		2	2	2	2	1	1	1	2
Act		Muntiacus muntjac	2	1	2	1	3	2	1	2		3	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	2
Act		Elaphodus cephalophus	2	1	2	2	1	2	1	1		3	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	2
Act		Hydropotes inermis	2	1	2	2	1	1	1	1		2	1	2	1	2	1	2	2	1	2	1	2	2
Act		Giraffa camelopardalis	2	1	1		1	2	1	2		1		1	2	2	2	1	2	1	1	1	1	1
Act		Okapia johnstoni	3	1	2	2	2	2	1	2		3	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2
Act		Moschus moschiferus	2	1	2	2	3	2	1	2		2	1	1	1	1	1		1	1	2	1	1	2
Act		Hyemoschus aquaticus	1	2	1	2	1	1	1	1	2	3	1	1	2	2	2	1	1	2	2	1		
Act		Moschiola meminna	2	2					1	1	1											1		
Act		Tragulid javanicus	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	2	2	1		
Act		Antilocapra americana	2		1	2	2	1	1	1	1	1	2		1	1	2	2	3	2	2	2	1	2
Pue		Croizetoceros ramosus	2	1	2	2	2	2	1	2		2	1	1	1	2	1	2	2	1	2	1	2	2
Vya		Croizetoceros ramosus	2	1	2	2	1	1	1	2		2	1	1	1	2	1	2	2	1	2	1	2	2
St.Vall		Croizetoceros ramosus	2	1	2	2	2	2	1	2		2	1	1	1	2	1	2	2	1	2	1	2	2
Se		Metacervoceros rhenanus	2	1	2	2	1	2	1	1		2	1	1	1	2	1	2	1	2		1	2	2
St.Vall/Pue/Se		Eucladoceros senezensis	2	1	2	2	2	2	1	1		2	1	1	1	2	1	2	1	2	1	1	2	2
Vya		A. ardei / C. perrieri	2	1	2	2	2	1	1	1		2	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2
Vya		Hesperidoceras merlae	1	2			1	2											2	2		2	2	1
Pue/St. Vall.		Gazella borbonica	3	1	1	2	3	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	1		2	1	2	1	2
Vya		Gazellospira torticornis	3	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	2	1	1	2	2	2	3	2	2	1	1
Vya		Leptobos elatus	1	2	1	2	2		1	1	1	3	1	1	1	1	2	2	3	2	1	2	1	1
St. Vall		Leptobos elatus	2	1	1	2	1	2	1	1	1	3	1	1	1	1	2	2	2	2	1	2	1	1

Sig Yac	ESPECIE	ÍNDICE DE ROBUSTEZ	Nº Individuos estudiados
Act	Aepyceros melampus	16,45	10
Act	Alcelaphus buselaphus	12,04	10
Act	Oreotragus oreotragus	9,62	4
Act	Gazella bennettii	17,90	3
Act	Raphicerus melanotis	14,63	1
Act	Raphicerus campestris	14,85	4
Act	Saiga tatarica	15,68	6
Act	Litocranius walleri	17,91	3
Act	Madoqua kirki	15,25	7
Act	Antidorcas marsupialis	17,78	10
Act	Gazella cuvieri	12,31	58
Act	Gazella dorcas	18,23	60
Act	Nanger dama	17,29	60
Act	Tragelaphus scriptus	12,09	8
Act	Tragelaphus spekii	12,35	12
Act	Taurotragus oryx	8,91	6
Act	Rupicapra rupicapra	12,03	4
Act	Ammotragus lervia	8,80	27
Act	Sylvicapra grimmia	13,94	14
Act	Addax nasomaculatus	11,91	4
Act	Oryx dammah	12,50	2
Act	Kobus leche	13,32	2
Act	Odocoileus virginianus	14,93	4
Act	Alces alces	11,79	5
Act	Pudu puda	10,34	5
Act	Hippocamelus bisulcus	9,68	1
Act	Rangifer tarandus	12,17	2
Act	Ozotoceros bezoarticus	15,68	3
Act	Rucervus duvaucelii	11,65	1
Act	Axis porcinus	11,18	4
Act	Elaphurus davidianus	10,73	3
Act	Muntiacus muntjac	10,93	6
Act	Elaphodus cephalophus	11,07	6
Act	Hydropotes inermis	13,18	4
Act	Giraffa camelopardalis	14,45	4
Act	Okapia johnstoni	10,61	6
Act	Moschus moschiferus	14,11	3
Act	Hyemoschus aquaticus	5,33	5
Act	Moschiola meminna	10,35	1
Act	Tragulus javanicus	12,58	2
Act	Antilocapra americana	14,80	11
Pue	Croizetoceros ramosus	14,16	3
Vya	Croizetoceros ramosus	13,55	6
St.Vall	Croizetoceros ramosus	13,98	5
Se	Metacervoceros rhenanus	12,76	19
St.Vall/Pue/Se	Eucladoceros senezensis	11,28	4/3/3
Vya	A. ardei / C. perrieri	11,63	1
Vya	Hesperidoceras merlae	7,29	2
Pue/St. Vall.	Gazella borbonica	14,65	45/3
Vya	Gazellospira torticornis	12,58	11
Vya	Leptobos elatus	8,47	2
St. Vall	Leptobos elatus	8,15	8

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para la FALANGE I

Sig Yac	ESPECIE	FI 1	FI 2	FI 3	FI 4	FI 5	FI 6	FI 7	FI 8	FI 9	FI 10	FI 11	Nº elementos estudiados
Act	Aepyceros melampus	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	76
Act	Alcelaphus buselaphus	1	2	2	1	1	1	3	1	1	1	1	62
Act	Oreotragus oreotragus	2	1	1	1	1	2	3	2	1	1	2	32
Act	Gazella bennettii	1	1	3	1	2	2	2	1	1	1	1	24
Act	Raphicerus melanotis	1	1	2	2	1	1	3	3	1	1	2	8
Act	Raphicerus campestris	1	1	3	1	1	2	2	3	2	2	2	13
Act	Saiga tatarica	1	2	3	1	1	2	3	2	1	1	2	48
Act	Litocranius walleri	1	2	2	1	1	2	3	1	1	1	2	24
Act	Madoqua kirki	1	1	2	1	1	2	2	3	2	2	1	22
Act	Antidorcas marsupialis	1	1	3	1	1	2	2	2	1	1	2	69
Act	Gazella cuvieri	1	1	3	1	1	2	2	1	1	1	2	120
Act	Gazella dorcas	1	1	3	1	2	2	1	1	2	1	2	120
Act	Nanger dama	1	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	120
Act	Tragelaphus scriptus	1	2	1	1	1	1	3	3	1	1	1	43
Act	Tragelaphus spekii	1	2	1	1	1	1	3	1	2	1	1	92
Act	Taurotragus oryx	1	1	1	1	1	2	3	3	1	1	1	24
Act	Rupicapra rupicapra	1	2	2	1	1	2	3	2	1	2	1	30
Act	Ammotragus lervia	2		3	1	1	1	2	1	1	1	2	120
Act	Sylvicapra grimmia	1	2	1	1	2	2	2	1	2	1	2	66
Act	Addax nasomaculatus	2	2	1	1	1	2	2	1	1	1	1	32
Act	Oryx dammah	1	2	1	1	1	1	1	3	2	2	1	16
Act	Kobus leche	2	2	2	1	1	1	2	2	1	1	2	16
Act	Odocoileus virginianus	1	1	1	2	1	2	2	3	2	2	1	31
Act	Alces alces	1	2	1		1	1	1	3	2	2	1	32
Act	Pudu puda	1	1	2	1	1	2	3	2	2	2	1	12
Act	Rangifer tarandus	1	1	1	1	1	2	1	3	2	2	1	2
Act	Ozotoceros bezoarticus	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	3
Act	Rucervus duvaucelii	2	2	1	1	1	2	3	2	2	1	2	8
Act	Axis porcinus	1	1	1	2	1	2	2	3	2	1	1	31
Act	Elaphurus davidianus	1	2	1	2	1	2	2	3	1	1	1	12
Act	Muntiacus muntjac	1	2	1	2	1	2	1	3			2	35
Act	Elaphodus cephalophus	1	1	1	1	1	1	1	3	2	2		37
Act	Hydropotes inermis	1	1	1	2	1	2	2	1			1	24
Act	Giraffa camelopardalis	1	1	1	1	1	2	1	2	2	1	1	30
Act	Okapia johnstoni	1	1	1	1	1	1	3	3	1	1	1	46
Act	Moschus moschiferus	1	2	2	2	1	2	1	2	1	2	1	16
Act	Hyemoschus aquaticus	1	1	1	2	2	2	3	3				34
Act	Moschiola meminna	1	1	1	2	2	2	2	3				1
Act	Tragulus javanicus	1	1	3	2	2	2	2	2				4
Act	Antilocapra americana	2	2	2	1	1	2	2	1	2	1	1	92
Pue/St.Vall.	Croizetoceros ramosus	1	1	1	1	1	2	1	3	2	1	2	10/41
Pue/St.Vall.	Gazella borbonica	1	1	2	1	1	2	2	1	1		2	59/4
Pue	Gazellospira torticornis		1	2	1	1	2	2	2	1	2	2	3
Se/St.Vall.	Metacervoceros rhenanus	1	1	1		1	2	2	2	2		2	45/21
Se/St.Vall.	Eucladoceros senezensis	1	2	1	1	1	1	2	3	2	1	2	49/9
Pue	Gallgoral meneghini	1	1	2		1	1			1			10

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para la FALANGE II

[illegible]

Anexo 3. Estadios de carácter definidos para la FALANGE III

Sig Yac	ESPECIE	FIII 1	FIII 2	FIII 3	FIII 4	FIII 5	FIII 6	FIII 7	FIII 8	FIII 9	FIII 10	FIII 11	FIII 12	FIII 13	Nº elementos estudiados
Act	Aepyceros melampus	1	2	1	1	2	2	2	1	2	2	1	2	1	42
Act	Alcelaphus buselaphus	2	2	1	1	1	2	2	1	2	2	1	2	2	31
Act	Oreotragus oreotragus	3	1	3	1	1	1	2	2	2	2	2	2	3	8
Act	Raphicerus campestris	2	1	1	1	2	2	2	2	1	2	1	2	1	8
Act	Saiga tatarica	2	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	31
Act	Litocranius walleri	2	1	3	2	1	2	1	1	1	2	1	2	1	16
Act	Antidorcas marsupialis	2	2	1	2	2	2	1	1	1	2	2	1	1	67
Act	Gazella dorcas	2		1	2							2	2	1	20
Act	Nanger dama	1	1	1	2	1	2	2	1	2	2	1	2	1	8
Act	Tragelaphus scriptus	2	2	1	2	2	2	1	1	1	1	2	2	3	14
Act	Tragelaphus spekii	2	2	1	1	2	2	1	1	2	2	1	2	3	64
Act	Taurotragus oryx	1	2	2	1	2	2	2	1	1	2	1	2	3	16
Act	Sylvicapra grimmia	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	46
Act	Addax nasomaculatus	2	2	1	2	1	2	2	2	2	1	1	2	1	30
Act	Oryx dammah	1	1	3	2	1	2	2	2	1	2	1	2	2	8
Act	Kobus leche	2	2	1	1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	16
Act	Odocoileus virginianus	2	1	3	1	1	2	2	2	2	1	1	1	1	29
Act	Alces alces	2	1	3	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	22
Act	Pudu pudu	3	2	1		1	1	2	2	2	2	2	1	3	1
Act	Rangifer tarandus	2	1	3	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1	2
Act	Ozotoceros bezoarticus	3	2	3	2	2	1	2	2	2	1	2	2	3	3
Act	Rucervus duvaucelii	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2	8
Act	Elaphurus davidianus	2	2	3	1	2	2	2	2	2	1	1	1	3	8
Act	Muntiacus muntjac	3	2	2	1	1	1	2	2	1	1	1	2	3	15
Act	Elaphodus cephalophus	3	2	3	2	2	2	2	2	1	1	1	1	2	11
Act	Hydropotes inermis	3	2	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	2	16
Act	Giraffa camelopardalis	1	2	3	1	1	2	2	2	2	1	1	1	3	29
Act	Okapia johnstoni	1	2	1	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2	44
Act	Moschus moschiferus	3	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	8
Act	Hyemoschus aquaticus	3	2	2	1	2	1	2	2	1	1	1	1	3	17
Act	Moschiola meminna	2	2	1	2							1	1	3	1
Act	Tragulus javanicus	3	2	2	1	1	1	2	2	1	2	1	1	3	2
Act	Antilocapra americana	2	1	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	3	26
Pue	Croizetoceros ramosus	2	2	1		1	2	2	2	2	2	1	1	3	3
Pue/St. Vall.	Gazella borbonica	3		1								2	1	1	29/2
Se	Metacervoceros rhenanus	2	2	3		1	2	2	2	1	1	1	2	2	29
Se	Eucladoceros senezensis	2	2	3	2	1	2	2	2	2	1	1	2	3	35
Pue	Gallgoral meneghini	2		2								1	1	2	2

Anexo 4. Espectros de locomoción para cada una de las localidades actuales estudiadas. Temperatura: 1 (Tropical + Subtropical), 2 (Templado); Masa forestal: 1 (Forestal), 2 (No forestal); Aridez: 1 (Árido), 2 (Húmedo). Los porcentajes representan los LC para cada locomoción.

LOCALIDAD	Temperatura	Masa Forestal	Aridez	Galope	Zigzag	Galope a saltos	Stotting	Escalada
I (Pluvissilva)								
Medan (SUMATRA)	1	1	2	16,67%	25,00%	41,67%	0,00%	16,67%
Yangambi (ZAIRE)	1	1	2	15,38%	29,49%	41,03%	14,10%	0,00%
Kribi (CAMERÚN)	1	1	2	8,33%	31,94%	44,44%	15,28%	0,00%
Paramaribo (SURINAM)	1	1	2	41,67%	8,33%	8,33%	41,67%	0,00%
Tumaco (COLOMBIA)	1	1	2	12,50%	12,50%	12,50%	62,50%	0,00%
II (Bosque tropical deciduo)								
Patna (INDIA)	1	1	1	41,67%	6,25%	35,42%	16,67%	0,00%
Mtwara (TANZANIA)	1	1	1	23,15%	18,52%	29,63%	26,85%	1,85%
Moundou (CHAD)	1	1	1	30,95%	17,86%	23,81%	27,38%	0,00%
Ziguinchor (SENEGAL)	1	1	1	28,43%	20,59%	25,49%	25,49%	0,00%
Roque Saenz Peña (ARGENTINA)	1	1	1	0,00%	0,00%	100,00%	0,00%	0,00%
II/III (Sabana)								
Gaberone (BOSTWANA)	1	2	1	28,21%	15,38%	21,79%	32,05%	2,56%
Jaipur (INDIA)	1	2	1	40,48%	7,14%	40,48%	11,90%	0,00%
Voi (KENIA)	1	2	1	26,59%	17,86%	25,79%	28,17%	1,59%
Zinder (NIGER)	1	2	1	42,36%	11,81%	14,58%	31,25%	0,00%
Las piedras (VENEZUELA)	1	2	1	41,67%	8,33%	8,33%	41,67%	0,00%
III (Desierto)								
Jacobabad (PAKISTÁN)	1	2	1	37,50%	0,00%	0,00%	12,50%	50,00%
Lüderitz bay (NAMIBIA)	1	2	1	25,00%	8,33%	16,67%	41,67%	8,33%
Mascate (OMÁN)	1	2	1	33,33%	0,00%	0,00%	33,33%	33,33%
Assuan (EGIPTO)	1	2	1	0,00%	0,00%	0,00%	0,00%	100,00%
Phoenix (USA)	1	2	1	20,83%	12,50%	20,83%	33,33%	12,50%
IV (Bosque Mediterráneo)								
El Cabo (SUDAFRICA)	1	1	1	16,67%	25,00%	30,56%	22,22%	5,56%
Esfahan (IRÁN)	1	1	1	16,67%	16,67%	0,00%	0,00%	66,67%
Aleppo (SIRIA)	1	1	1	33,33%	16,67%	0,00%	16,67%	33,33%
San Lúcar de Barrameda (ESPAÑA)	1	1	1	50,00%	0,00%	0,00%	50,00%	0,00%
Fresno (USA)	1	1	1	27,08%	6,25%	14,58%	39,58%	12,50%
V (Laurisilva)								
East London (SUDAFRICA)	1	1	2	24,07%	25,93%	29,63%	20,37%	0,00%
Kagoshima (JAPÓN)	1	1	2	16,67%	0,00%	16,67%	16,67%	50,00%
Foochow (CHINA)	1	1	2	5,56%	8,33%	47,22%	5,56%	33,33%
Puerto Montt (CHILE)	1	1	2	0,00%	50,00%	0,00%	50,00%	0,00%
Nueva Orleans (USA)	1	1	2	62,50%	12,50%	12,50%	12,50%	0,00%

LOCALIDAD	Temperatura	Masa Forestal	Aridez	Galope	Zigzag	Galope a saltos	Stotting	Escalada
VI (Bosque caducifolio)								
Tsingtao (CHINA)	2	1	2	33,33%	0,00%	33,33%	33,33%	0,00%
Vlissingen (HOLANDA)	2	1	2	41,67%	0,00%	16,67%	41,67%	0,00%
Evangelistas (CHILE)	2	1	2	0,00%	50,00%	0,00%	50,00%	0,00%
Cleveland (Ohio, USA)	2	1	2	56,25%	18,75%	6,25%	18,75%	0,00%
Prince Rupert (CANADÁ)	2	1	2	25,00%	8,33%	25,00%	8,33%	33,33%
VII (Estepa)								
Ely (NEVADA, USA)	2	2	1	27,08%	6,25%	14,58%	39,58%	12,50%
Paotou (CHINA)	2	2	1	41,67%	0,00%	16,67%	41,67%	0,00%
Urumchi (CHINA)	2	2	1	25,00%	0,00%	0,00%	25,00%	50,00%
Fort Schevchenko (KAZAKHASTÁN)	2	2	1	50,00%	0,00%	0,00%	0,00%	50,00%
Rapid city (USA)	2	2	1	38,89%	8,33%	13,89%	30,56%	8,33%
VIII (Taiga)								
Erbogachen (RUSIA E)	2	1	2	33,33%	27,78%	27,78%	11,11%	0,00%
Serov (RUSIA W)	2	1	2	41,67%	25,00%	16,67%	16,67%	0,00%
Kajaani (FINLANDIA)	2	1	2	50,00%	25,00%	25,00%	0,00%	0,00%
Fort Smith (CANADÁ)	2	1	2	50,00%	20,00%	20,00%	10,00%	0,00%
Fairbanks (USA)	2	1	2	33,33%	16,67%	16,67%	0,00%	33,33%
IX (Tundra)								
Mys Schmidta (RUSIA)	2	2	2	0,00%	0,00%	0,00%	0,00%	100,00%
Mys Chelyuskin (RUSIA)	2	2	2	50,00%	0,00%	50,00%	0,00%	0,00%
Malye-Karmaerly (RUSIA)	2	2	2	50,00%	0,00%	50,00%	0,00%	0,00%
Port Harrison (CANADÁ)	2	2	2	50,00%	0,00%	50,00%	0,00%	0,00%
Barrow (USA)	2	2	2	66,67%	16,67%	16,67%	0,00%	0,00%
YACIMIENTOS								
Villarroya (ESPAÑA)				44,50%	5,50%	11,16%	30,50%	8,33%
La Puebla de Valverde (ESPAÑA)				41,67%	11,16%	16,67%	22,16%	8,33%
Saint-Vallier (FRANCIA)				42,85%	9,57%	14,28%	26,14%	7,14%

